

THESIS / THÈSE

MASTER EN SCIENCES BIOLOGIQUES DES ORGANISMES ET ÉCOLOGIE

Etude du grazing des bactéries par les protozoaires et son rôle au sein de la bouche microbienne du Lac Tanganyika

Ghilain, Arnaud

Award date:
2003

[Link to publication](#)

General rights

Copyright and moral rights for the publications made accessible in the public portal are retained by the authors and/or other copyright owners and it is a condition of accessing publications that users recognise and abide by the legal requirements associated with these rights.

- Users may download and print one copy of any publication from the public portal for the purpose of private study or research.
- You may not further distribute the material or use it for any profit-making activity or commercial gain
- You may freely distribute the URL identifying the publication in the public portal ?

Take down policy

If you believe that this document breaches copyright please contact us providing details, and we will remove access to the work immediately and investigate your claim.

Facultés Universitaires Notre-Dame de la Paix
FACULTE DES SCIENCES
Secretariat du Département de Biologie
Rue de Bruxelles 61-5000 Namur
Téléphone: + 32(0)81.72.44.18 – Téléfax: + 32(0)81.72.44.20
E.mail: joelle.jonet@fundp.ac.be. – <http://www.fundp.ac.be/fundp.html>

Etude du grazing des bactéries par les protozoaires et son rôle au sein de la boucle microbienne du Lac Tanganyika

GHILAIN Arnaud

Résumé

Un suivi des communautés planctoniques dans le lac Tanganyika pour le site de Mpulungu (Zambie) a été réalisé dans le cadre d'une évaluation de l'importance des différents compartiments de la boucle microbienne.

La production bactérienne a été mesurée par une méthode se basant sur un suivi de la décroissance de marquage du matériel génétique bactérien préalablement marqué par de la thymidine tritiée. Pour la période du 1 avril au 6 mai 2003, nous avons mesuré une production bactérienne moyenne de $115,3 \text{ mg C.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$.

Des mesures d'ingestion de bactéries par les protozoaires ont été réalisées par la méthode d'ingestion de particules fluorescentes (FMP), tandis que des comptages de bactéries et de protozoaires ont été réalisés au microscope à épifluorescence. La comparaison du grazing par les protozoaires sur les bactéries avec les comptages de protozoaires nous a permis de calculer un taux de grazing moyen par protozoaire qui se trouve entre 1 et 47 bactéries consommées par flagellé par heure et entre 5 et 83 bactéries consommées par cilié par heure.

A partir de ces taux d'ingestion et des abondances de protozoaires, nous avons estimé la quantité totale de bactéries consommées par les protozoaires. Cette ingestion varie entre 968 et 97000 bactéries par millilitres et par heure.

Mémoire de licence en Sciences Biologiques

Août 2003

Promoteur: J.-P. DESCY

<i>Introduction</i>	1
---------------------------	---

Synthèse bibliographique

1. Présentation générale du Lac Tanganyika.....	2
2. Caractéristiques physiques.....	3
2.1. Hydrologie du lac.....	3
2.2. Stratification du lac.....	3
2.3. Transparence de l'eau.....	4
2.4. Hydrodynamique du lac.....	5
3. Caractéristiques chimiques.....	6
3.1. Le pH.....	6
3.2. Composition ionique.....	6
3.3. Oxygène dissous.....	6
3.4. Les nutriments.....	7
3.4.1. L'azote (N).....	8
3.4.2. Le phosphore (P).....	8
3.4.3. Le silicium (Si).....	8
4. Le phytoplancton.....	9
4.1. Les communautés phytoplanctoniques.....	9
4.2. Evolution temporelle du phytoplancton.....	9
4.3. Distribution horizontale et verticale du phytoplancton.....	9
4.4. Production primaire.....	10
5. Le zooplancton.....	10
5.1. Les communautés zooplanctoniques.....	10
5.2. Les protozoaires.....	10
5.3. Les crustacés.....	10
6. La boucle microbienne.....	11
6.1. Description de la boucle microbienne.....	11
6.2. Importance dans les milieux oligotrophes.....	15
6.3. Dans le Tanganyika.....	15
7. Objectifs.....	17

<i>Matériel et méthodes</i>	18
-----------------------------------	----

1. Campagnes de terrain.....	18
2. Suivi de base.....	18

2.1. Analyses physico-chimiques.....	18
2.2. Nutriments.....	19
3. Les communautés planctoniques.....	20
3.1. Etude des bactéries.....	20
3.1.1. Abondances et biomasse bactériennes.....	20
3.1.2. Production bactérienne.....	22
3.2. Etude du phytoplancton.....	23
3.2.1. Dosage de la chlorophylle <i>a</i> par fluorométrie.....	23
3.2.2. Production primaire.....	24
3.3. Etude des protozoaires.....	25
3.3.1. Abondance et biomasse des protozoaires.....	25
3.3.2. Mesure de l'ingestion de bactéries par la méthode FMP.....	26

Résultats et discussion.....

1. Paramètres physico-chimiques.....	29
1.1. Température.....	29
1.2. Oxygène dissous.....	29
1.3. PH et alcalinité.....	29
1.4. Nutriments.....	30
2. Suivi des communautés planctoniques.....	30
2.1. Le phytoplancton.....	30
2.1.1. Biomasse phytoplanctonique.....	30
2.1.2. Production primaire.....	31
2.2. Le bactérioplancton.....	32
2.2.1. Biomasse bactérienne.....	32
2.2.2. Production bactérienne.....	32
2.3. Le protozooplancton.....	33
2.3.1. Abondance et biomasse des flagellés.....	33
2.3.2. Abondance et biomasse des ciliés.....	34
3. Activité de grazing par le protozooplancton.....	35
3.1. Activité de grazing par les flagellés, estimée par la méthode FMP... 35	
3.2. Activité de grazing par les ciliés, estimée par la méthode FMP.....	36
3.3. Influence du grazing respectif des ciliés et flagellés sur les bactéries.	37

4. Discussion et conclusion générale.....	38
4.1. Le phytoplancton.....	38
4.2. Le bactérioplancton.....	38
4.3. Le protozooplancton.....	39
4.3.1. Abondances et biomasse.....	39
4.3.1.1. Les flagellés.....	39
4.3.1.2. Les ciliés.....	39
4.3.2. Activité de grazing.....	40
4.3.2.1. Les flagellés.....	40
4.3.2.2. Les ciliés.....	41
4.3.3. Influence du grazing respectif des ciliés et flagellés sur les bactéries	
4.4. Flux de carbone.....	42

Conclusion et perspectives

Bibliographie

Remerciements

Je tiens à remercier mon promoteur, le professeur Jean-Pierre Descy, mais aussi tous les membres du labo et en particulier François, Bruno, Stéphane et Pierre-Denis. Et un tout grand merci à Sam surtout sans qui les choses n'auraient pas été aussi faciles

Merci également aux membres du labo d'écologie des systèmes aquatiques et principalement au Professeur Pierre Servais pour son accueil

Un grand merci à l'équipe CLIMLAKE en Zambie, au personnel humain et canin du Nkupi lodge et à Mupape ainsi qu'à tous les gens rencontrés en Zambie

Et merci bien sûr à ma famille ainsi qu'à mes amis, tous

Ce mémoire s'intéresse aux différents compartiments de la boucle microbienne et plus particulièrement aux interactions entre les bactéries et les microprotozoaires hétérotrophes, constituant une partie de la chaîne trophique du lac Tanganyika, un des grands lacs situés à l'Est du continent africain. L'importance de ces interactions n'a été reconnue que récemment et n'avait fait l'objet d'aucune étude auparavant.

Le grazing des bactéries par les microprotozoaires est un processus de grande importance dans la dynamique des écosystèmes aquatiques, transférant une partie de la matière organique vers des niveaux supérieurs de la chaîne trophique, minéralisant et recyclant le reste en éléments essentiels pour la croissance phytoplanctonique.

Pendant longtemps, seul le rôle de minéralisateur des bactéries a été pris en compte dans les études sur le fonctionnement de la chaîne trophique du lac Tanganyika. Cette vision des choses a été profondément modifiée par le développement de méthodologies et de concepts nouveaux dans le domaine de l'écologie microbienne. Ainsi des nouvelles méthodes de mesures de l'activité bactérienne ont permis de montrer qu'une part importante de la matière organique produite par la photosynthèse des algues (production primaire) peut être recyclée par l'activité bactérienne planctonique et qu'il existe un couplage étroit entre cette production primaire et l'activité hétérotrophe bactérienne (Cole *et al.* 1988). Dans de très nombreux milieux aquatiques, la production primaire phytoplanctonique constitue l'unique source de matière organique mise à la disposition des bactéries.

Toutes ces observations vont à l'encontre de l'idée classique d'une chaîne trophique linéaire proposée par Steele (1974), qui conduirait directement des producteurs primaires aux poissons via le zooplancton.

Dans cette chaîne trophique classique, le métazooplancton constitue une source nutritive majeure pour les poissons et est un des principaux termes de contrôle des biomasses algales via son activité de broutage sur le phytoplancton. A l'opposé de cette vision, les bactéries sont reconnues comme étant essentielles par l'utilisation qu'elles font de la matière organique dissoute provenant de la lyse, de l'excrétion phytoplanctonique ou de l'éclatement des cellules algales lors de leur ingestion par le zooplancton. De cette manière, les bactéries permettent le recyclage des éléments nutritifs et le transfert d'une partie de la production primaire vers les niveaux trophiques supérieurs via un réseau trophique beaucoup plus complexe qu'on ne l'imaginait jusqu'ici appelé boucle microbienne (Azam *et al.* 1983, Garnier et Barillier 1991).

Au compartiment supérieur, les protozoaires hétérotrophes (ciliés et flagellés) fonctionnent comme brouteurs de bactéries (Sherr *et al.* 1986) et du nanophytoplancton (2 à 20 μm) et servent de proies au microzooplancton (20 à 200 μm). Selon certains auteurs, les protozoaires consommeraient 95% de la production bactérienne (Coffin et Sharp 1987). Ces organismes apparaissent donc comme des microorganismes importants dans le fonctionnement des écosystèmes aquatiques.

L'ensemble de ces données sur les relations phytoplancton-bactéries-protozoaires sont connues pour beaucoup de milieux marins et lacustres mais cette connaissance faisait encore défaut pour la compréhension de la dynamique trophique du lac Tanganyika. Ce mémoire a pour objet d'approcher l'importance de la boucle microbienne dans le lac Tanganyika.

1. Présentation générale du Lac Tanganyika

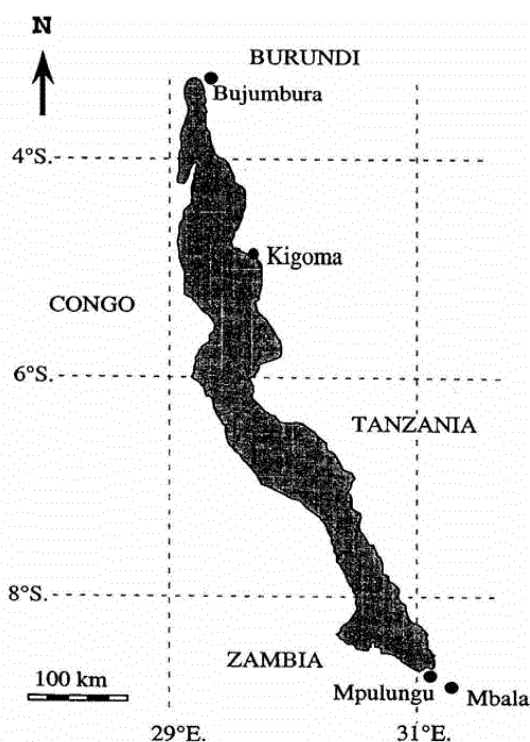


Fig. 1: Carte du Lac Tanganyika
(Plisnier, 1997)

Le lac Tanganyika se trouve au niveau du rift africain, à environ 100 km au Sud du lac Kivu. Le lac Tanganyika est le plus grand, le plus profond, et probablement le plus vieux des anciens lacs africains (Coulter, 1991). Sa surface est de 32600 km² et son altitude est de 773 m. Le lac fait 650 km de long pour une largeur moyenne de 50 km. Sa profondeur maximale est de 1310 m dans le bassin Nord et de 1470 m dans le bassin Sud. On distingue deux saisons principales : une saison sèche de 4 mois (de mai à août) caractérisée par des conditions froides et sèches et un vent du sud constant, et une saison humide pendant le reste de l'année, quand les vents sont plus faibles et viennent du nord.

Au début du 20^{ème} siècle, la théorie prédominante était que le lac était un vestige d'une mer connectée à l'atlantique pendant le jurassique. Cette théorie était basée sur l'existence d'espèces à fortes caractéristiques marines. On sait maintenant que les espèces à caractéristiques marines sont en fait apparentées à des formes d'eau douce à partir desquelles elles ont divergé pendant une longue période d'isolation et d'adaptation aux conditions du lac et en particulier à un environnement physique particulier semblable à ce qu'on trouve en milieu marin.

Les faibles concentrations en nutriments dans l'épilimnion, les fortes transparences et les faibles densités phytoplanctoniques ont d'abord amené Beauchamp (1939) à caractériser le lac comme étant oligotrophe. Cependant, de récentes observations de blooms phytoplanctoniques, de mouvements de zooplancton et de poissons montrent que certaines parties du lac peuvent soutenir une productivité importante, ce qui pousse à classer le lac comme étant pseudoeutrophe (Van Meel, 1987).

Le lac a été isolé pendant une longue période (près de 5 millions d'années). Cette période d'isolation se reflète dans un grand nombre d'espèces de poissons endémiques (176 sur 214) et plus particulièrement dans le nombre d'espèces endémiques de cichlidés (130 sur 134). Le pourcentage d'endémisme pour les cichlidés (98 %) et les non-cichlidés (57 %) du lac Tanganyika est très proche de ceux des lacs Victoria et Malawi qui ont également été isolés pendant une longue période (Lowe-McConnell, 1969). Ce qui distingue le Tanganyika des autres grands lacs est la grande divergence dans la spéciation des poissons non-cichlidés, mais aussi d'autres animaux. La plupart des groupes d'invertébrés ont aussi plusieurs espèces endémiques.

Le lac est méromictique (la stratification persiste toute l'année) et on distingue deux couches : d'une part le mixolimnion, ou couche supérieure et oxygénée du lac qui subit des mélanges périodiques, et d'autre part le monimolimnion, la couche inférieure et anoxique du lac qui n'est jamais mélangée et se trouve en dessous de 150 m dans le bassin Nord et en dessous de 200 m dans le bassin Sud. Ces deux couches sont séparées par l'oxycline. (fig.2) (Hecky *et al.* 1991, Edmond *et al.* 1993).

Ce volume d'eau anoxique, stagnante et chargée en H_2S est une caractéristique de grande importance pour l'écologie du lac. Le volume total du lac est de 18940 km^3 , mais seul un quart de ce volume contient suffisamment d'oxygène pour permettre une vie aux organismes ayant besoin d'oxygène. Par conséquent, la faune benthique n'est distribuée que dans les 200 premiers mètres de colonne d'eau.

2.3. Transparence de l'eau

La transparence de l'eau est elle aussi un paramètre important car il permet de déterminer sur quelle hauteur de la colonne d'eau les algues sont capables de réaliser la photosynthèse. Spigel et Coulter (1996) montrent que la profondeur atteinte par le disque de Secchi varie beaucoup sur une année (entre 5 mètres et 17,5 mètres) et est apparemment corrélée avec les variations d'abondance de plancton. La zone photique atteint en moyenne 28m (Hecky et al. 1981).

2.4. Hydrodynamique du lac

Du point de vue de la stratification thermique, la situation du Tanganyika est particulière. En effet, les grands lacs tempérés tels que le lac Baïkal voient leurs eaux complètement mélangées au moins une fois par an, alors que les grands lacs tropicaux et profonds tels que le Tanganyika, Malawi, Edwards et Kivu sont méromictiques avec un monimolimnion anoxique.

Pratiquement, on distingue une masse d'eau supérieure (épilimnion) dont la température varie annuellement (cependant, la variation est faible au regard d'autres lacs tempérés). La profondeur de mélange varie significativement: pendant la saison humide elle est de 50 m, mais peut osciller entre 30 et 60m pendant le passage de vagues internes. Pendant la saison sèche, la profondeur de mélange peut atteindre 100m dans le bassin Nord et atteindre de plus grandes profondeurs dans le bassin Sud (jusqu'à 240m) à cause des phénomènes d'upwellings. La masse d'eau profonde (hypolimnion) possède une température plus froide qui ne varie pas ou très peu.

On trouve une thermocline au niveau du mixolimnion (fig.2). Cette thermocline persiste toute l'année mais sa profondeur varie avec la saison. L'épilimnion est généralement isotherme, cependant la couche supérieure de la colonne d'eau (<5m) peut voir sa température augmenter significativement pendant le jour lorsque les conditions météorologiques sont calmes (les variations sont de l'ordre de 3°C). Un refroidissement rapide de la couche d'eau supérieure peut également apparaître lors de tempêtes. Le principal effet de ces variations de température est de jouer sur la circulation verticale de l'eau, ce qui influence indirectement l'apport de nutriments vers l'épilimnion.

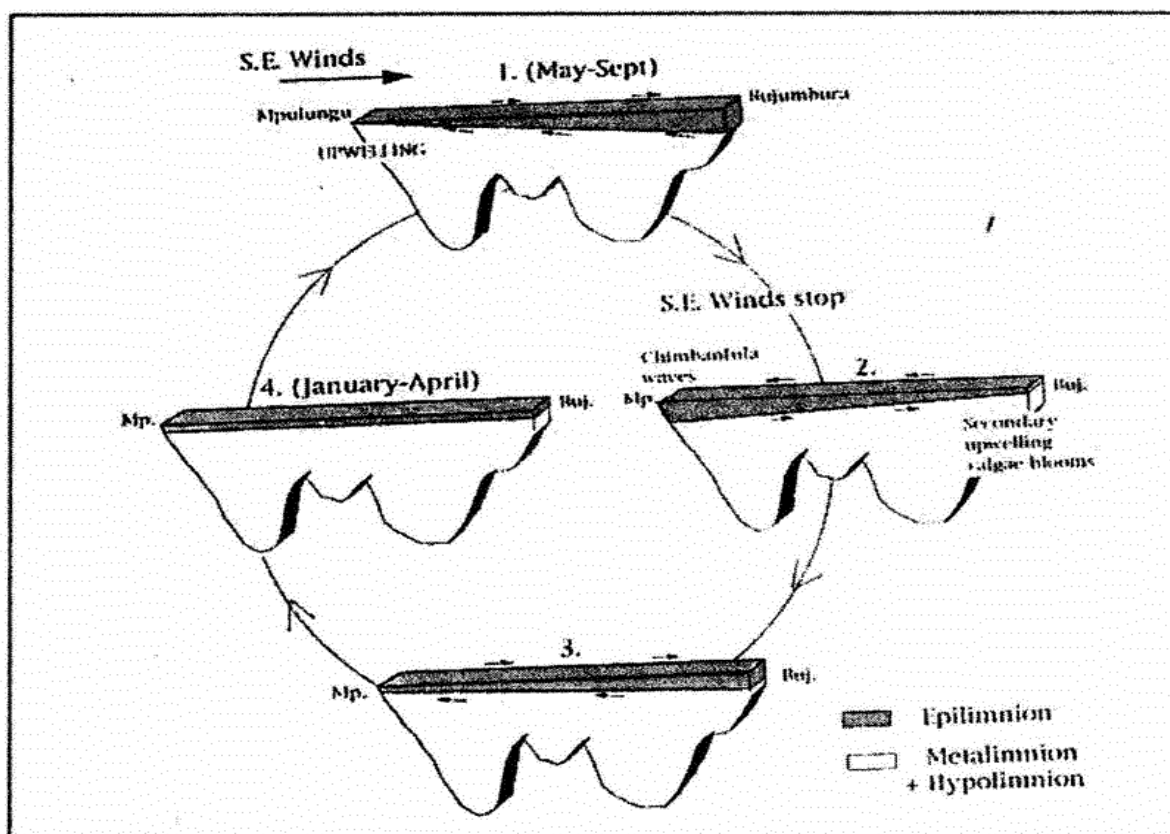


Fig. 3: Profil schématique du déplacement des couches d'eau au cours d'une année (Plisnier *et al.* 1999).

La stratification la plus stable se produit en mars - avril vers la fin de la saison des pluies, lorsque les températures atteignent leur maximum en surface. Durant les mois de mai et juin (saison sèche), des vents du Sud - Est poussent les eaux chaudes de l'épilimnion vers la partie Nord du lac ; un phénomène appelé upwelling (remontée d'eaux profondes) se produit au Sud, entraînant une augmentation dans les concentrations d'azote et de phosphore (abondants sous la thermocline). Du fait de cet upwelling, des plus hautes biomasses phytoplanctoniques ont été observées (Beauchamp 1939, Coulter 1968) et la transparence diminue (8-10 m au lieu de 12-18 m pendant la saison des pluies). A la fin de la saison sèche (septembre), les vents du Sud-Est cessent, le métalimnion retourne à une position horizontale, mais continue d'osciller pendant plusieurs mois. Un second upwelling se produit en octobre-novembre dans la partie Nord du lac. Des augmentations de biomasses algales ont également été démontrées à cette période de l'année (Hecky et Kling 1981), appuyant l'hypothèse d'un upwelling secondaire (fig.3).

Les vagues internes apparaissent à des périodes plus petites que les saisons (28-33 jours) (Plisnier, 2002). Elles sont particulièrement prépondérantes pendant la saison sèche avec pour effet de faire varier la profondeur de la thermocline sur une amplitude allant de 30 à 40 m. Des vagues de cette amplitude ont un effet significatif sur l'intensité lumineuse rencontrée dans la colonne d'eau, et peuvent conduire au développement de blooms algaux. Enfin, la rotation de la terre n'a que peu d'effets sur l'hydrodynamique du lac Tanganyika, d'une part à cause de la proximité de l'équateur et d'autre part à cause de sa relative étroitesse. Les déplacements d'eau observés sont le fait du vent, pas de la rotation terrestre.

3. Caractéristiques chimiques

3.1. Le pH

Les eaux du lac Tanganyika sont alcalines. Le pH se situe aux alentours de 9 en surface et diminue avec la profondeur (De Bondt 1972, Chitamwebwa *et al.* 1994, Coenen *et al.* 1995). Cette diminution va affecter le pH des eaux de surface au moment de l'upwelling (Plisnier *et al.*, 1996).

3.2. Composition ionique

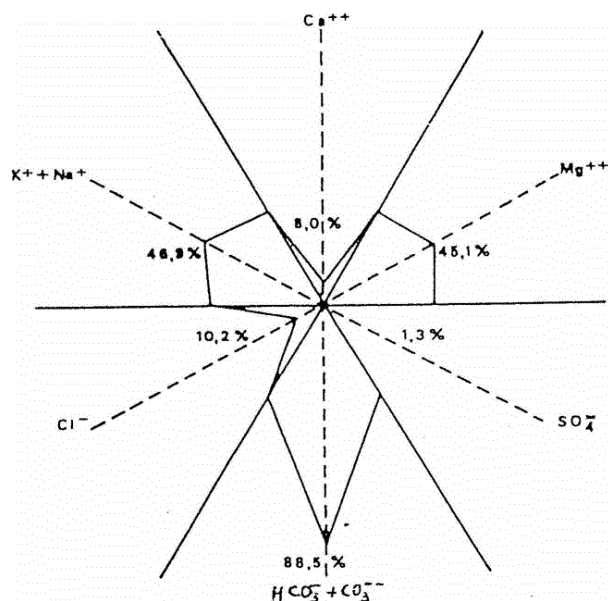


Fig. 4 : Diagramme de Kufferath illustrant la composition ionique du Lac Tanganyika (Van Meel, 1987)

Les lacs Albert, Edouard, Kivu et Tanganyika ont une origine commune et leurs eaux sont classées comme étant « sodium-potassium-magnesium bicarbonatées » (fig.4), ce qui les distingue des autres eaux africaines (Kilham et Hecky, 1973). Ces hautes proportions potassium-sodium et magnésium-calcium sont en effet inhabituelles dans les eaux africaines et dans les eaux lacustres en général. Les concentrations élevées en magnésium et en potassium sont dues principalement à l'érosion des roches volcaniques des montagnes du Virunga.

3.3. L'oxygène dissous

Les eaux de surface du Tanganyika sont généralement saturées ou sursaturées en oxygène (Coenen *et al.* 1995, Plisnier *et al.* 1996). L'oxygène dissous provient des échanges avec l'atmosphère et de la photolyse de l'eau au cours de la photosynthèse. La stratification

ainsi que les mélanges verticaux des eaux influencent la distribution de l'oxygène dissous dans la colonne d'eau. Les concentrations en oxygène dissous diminuent avec la profondeur. Dans le bassin Sud, l'oxycline (la limite inférieure des eaux oxygénées, (voir Fig.2) se trouve aux alentours de 200 mètres alors que dans le bassin Nord, l'oxycline se situe approximativement à 150 mètres (Edmond *et al.*, 1993). Les concentrations en oxygène dissous sont modifiées par les upwellings. A ce moment les eaux anoxiques de l'hypolimnion atteignent la surface, entraînant une réduction de la concentration dans les couches supérieures (Coulter et Spiegel, 1991).

3.4. Les nutriments

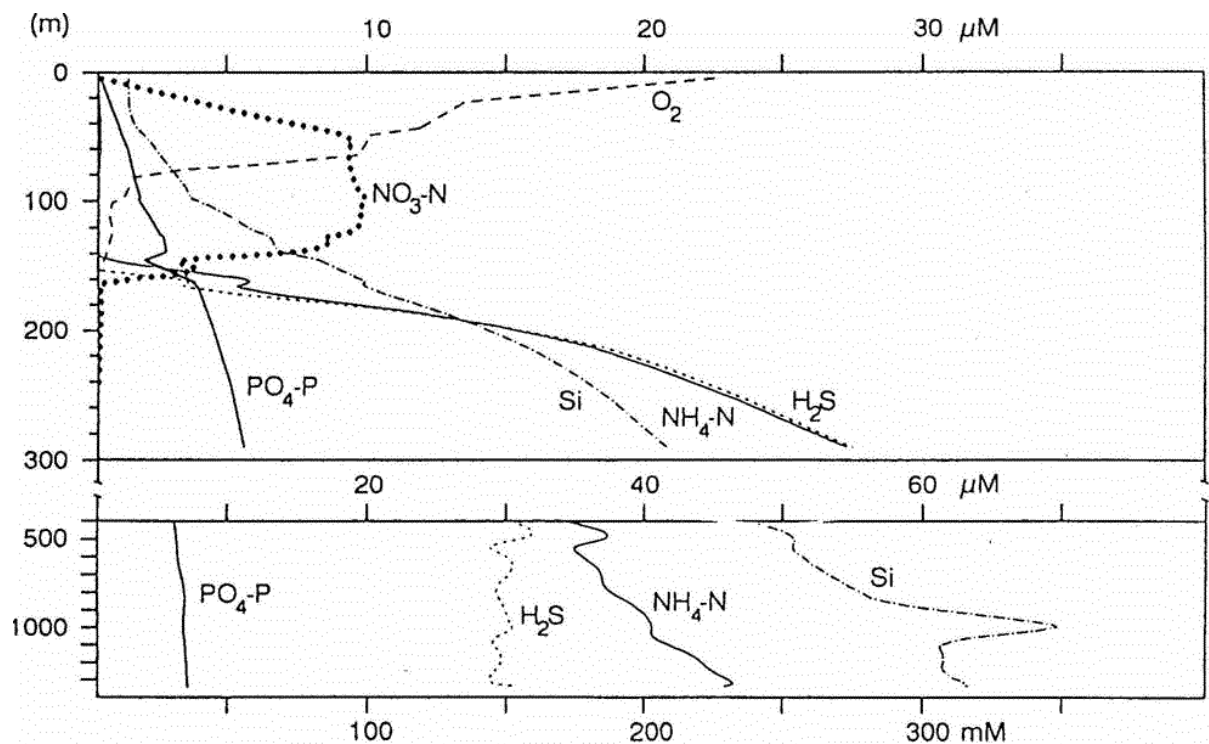


Fig. 5: Distribution des nutriments dans la colonne d'eau. (Coulter, 1991)

D'après Hecky & Kling (1981), les nutriments contrôlent la succession saisonnière des différentes espèces d'algues, la quantité annuelle de nutriments déterminant la capacité de production primaire du phytoplancton (Vollenweider *et al.*, 1974 ; Schindler, 1977). L'azote et le phosphore sont le plus souvent identifiés comme étant les nutriments limitant la biomasse algale ou la productivité dans les écosystèmes aquatiques, tandis que la silice est un élément essentiel pour la croissance des diatomées (Hecky et Kilham 1988). Les fluctuations dans la disponibilité de ces trois éléments dans les lacs sont souvent évoquées pour expliquer la productivité algale et la succession des espèces sur des échelles de temps allant des jours aux millénaires (Sommer 1993, Haberyan et Hecky 1987). Dans le cas du Tanganyika, les rapports entre nutriments sont proches du Redfield Ratio, ce qui rend peu probable une limitation importante de la production primaire par les nutriments (Hecky 1991, Edmond *et al.* 1993). Cependant, la production primaire est susceptible d'être limitée par l'azote (Edmond *et al.*, 1993).

Kufferath (1952), Degens *et al.* (1971), et Edmond *et al.* (1993) sont d'accord pour dire qu'il existe un fort gradient vertical de concentration en nutriments (fig.5) qui résulte des conditions méromictiques du lac. Les nutriments sont faiblement concentrés dans l'épilimnion car ils sont rapidement utilisés par les organismes photosynthétiques ou alors ils sédimentent et s'accumulent au niveau du métalimnion et de l'hypolimnion (Coulter, 1991). La majorité des nutriments se trouvent donc dans les eaux profondes, ce qui implique que la productivité annuelle du Tanganyika dépend plus d'un apport interne en nutriments (via des processus de mélange) que d'un apport extérieur. Comme l'écosystème pélagique est la plupart du temps isolé des eaux profondes riches en nutriments (Hecky 1991, Edmond *et al.* 1993), la production est dépendante du recyclage interne des nutriments (Hecky et Kilham 1988).

3.4.1. L'azote (N)

L'azote est présent en faible concentration dans l'épilimnion à cause de l'importante assimilation par les producteurs primaires, les concentrations minimales étant mesurées au niveau de l'oxycline du fait d'une intense dénitrification et d'autres processus hétérotrophes microbiens (Rudd, 1991). La dénitrification par les bactéries utilise les nitrates comme accepteurs finaux d'électrons lors de la décomposition de la matière organique. Les nitrates sont ainsi transformés en NO_2^- puis en N_2O et enfin en N_2 qui s'équilibre avec les concentrations atmosphériques (Hecky *et al.*, 1996).

3.4.2. Le phosphore (P)

Dans le Tanganyika, presque tout le phosphore est présent sous forme d'orthophosphates (H_2PO_4^- , HPO_4^{2-} , PO_4^{3-}). Les concentrations en phosphore sont faibles dans l'épilimnion et augmentent régulièrement en dessous de l'épilimnion. Les apports en phosphore dans l'épilimnion sont assurés par les précipitations, par la remise en disponibilité des orthophosphates à partir du métalimnion lors de mélanges et par les échanges à l'interface métalimnion / épilimnion.

3.4.3. Le silicium (Si)

Dans le Tanganyika, les concentrations en Si augmentent avec la profondeur. Le silicium est particulièrement important pour les diatomées qui l'utilisent sous forme de silice (SiO_2) lors de l'élaboration de leur frustule. La source principale de Si provient de l'hypolimnion.

4. Le phytoplancton

4.1. Les communautés phytoplanctoniques

Les communautés phytoplanctoniques du Tanganyika possèdent le plus haut taux de croissance des lacs tropicaux (Hecky et Fee, 1981) et sont composées d'espèces pouvant assimiler rapidement les nutriments lorsqu'ils sont présents et les utiliser immédiatement pour leur croissance (Kilham et Hecky, 1988). Cela pourrait être le résultat d'une sélection de populations algales adaptées aux fluctuations de conditions environnementales et capables de tirer profit des vagues internes.

Hecky et Kling (1981) ont trouvé la plus haute biomasse algale aux alentours de la rivière Malagarazi. En dehors de cela, les biomasses algales sont faibles dans le lac (généralement entre 2,5 à 8,5 mg C.m⁻³).

Un point remarquable est l'importance des Chrysophycées dans la zone pélagique. Aucun autre lac tropical ne possède la richesse d'espèces ou la biomasse atteinte par les Chrysophycées du lac Tanganyika (Hecky et Kling, 1981, 1987; Kalff et Watson, 1986). Ceci serait dû au statut relativement oligotrophe du Tanganyika parmi les lacs tropicaux.

4.2. Evolution temporelle du phytoplancton

La période de mars-avril, caractérisée par une stratification stable, des conditions lumineuses optimales mais des quantités réduites de nutriments, est dominée par des espèces de chlorophytes et de cyanophytes. Le mélange des eaux entraîne l'apparition des chrysophytes comme groupe dominant, suivie par des diatomées, principalement *Nitzschia* et *Stephanodiscus*. Les plus faibles conditions lumineuses et/ou la plus forte concentration en nutriments semblent favoriser ces taxa. Les biomasses de la plupart des espèces atteignent leur maxima pendant les périodes de formation des thermoclines peu profondes, en septembre – novembre. En effet, ces thermoclines créent des conditions optimales de lumière et de nutriments pour la croissance algale.

4.3. Distribution horizontale et verticale du phytoplancton

West (1907) et Van Meel (1954) observaient que les communautés algales varient beaucoup en fonction de la distribution horizontale. Du point de vue de la distribution verticale, Van Meel (1954) trouva des concentrations maximales dans les 30-40 premiers mètres de colonne d'eau. Hecky *et al.* (1978) trouvèrent que le phytoplancton est uniformément distribué entre 0-30 m, avec de plus grosses concentrations apparaissant dans les 20 premiers mètres. Kling trouve une baisse rapide d'abondance algale en dessous de 20-30m.

4.4. Production primaire

La production primaire moyenne annuelle a été évaluée à $0,8 \text{ g C m}^{-2}\text{.j}^{-1}$ par Hecky et Fee (1981). D'autres études ont estimé la production primaire moyenne annuelle à $1,2 \text{ g C m}^{-2}\text{.j}^{-1}$ (Sarvala et al. 1999). Si on la compare avec celle des autres lacs tropicaux, la production primaire du Tanganyika est faible (Hecky et Fee, 1981). Par contre, l'efficacité du transfert de carbone (le rapport entre la production piscicole et la production primaire) est très haute (0,45 %) (Hecky et Kling 1981). Cette forte efficacité trophique pourrait être due à une courte chaîne trophique et au grand âge du lac, qui aurait induit la sélection de populations à forte efficacité trophique.

5. Le Zooplancton

5.1. Les communautés zooplanctoniques

Le lac contient des communautés de protozoaires, crustacés, cnidaires et des larves de poisson, mais chacun de ces taxons compte relativement peu d'espèces dans l'écosystème pélagique. On divise la communauté planctonique entre microzooplancton de taille 10-50 μm (principalement des protozoaires, nauplii et rotifères), mésozooplancton de taille 0.5-5 mm (copépodes et décapodes) et le macrozooplancton de taille 1-2 cm (cnidaires, larves de poissons). Une particularité du Tanganyika est la forte abondance de protozoaires (Hecky et Kling, 1981), la présence du cnidaire endémique *Limnognathia tanganyicae* et la pauvreté d'espèces de zooplancton crustacé (on ne trouve aucun cladocère en milieu pélagique (Harding, 1957)).

5.2. Les protozoaires

On trouve essentiellement des espèces de ciliés et de flagellés. Les flagellés sont de loin les plus abondants (Pirlot, Comm. Pers.). Le cilié *Strombidium cf. ciride* est présent toute l'année et forme souvent une symbiose avec une zoochlorelle qui lui confère un avantage important, rendant *Strombidium* souvent dominant du point de vue de la biomasse pendant la période de stratification (Hecky et Kling, 1981).

Les espèces de Tintinnidae et le cilié *Vorticella* sont saisonnières. Les Tintinnidae sont seulement présents quand *Nitzschia* est dominante dans le plancton et *Vorticella* est abondant quand le phytoplancton atteint son pic maximum au début novembre (Hecky et Kling, 1981). Les petits Scuticociliates (*Urotricha* et *Uronema*) et *Strombidium* sont bactériophages et semblent être un composant majeur de la boucle microbienne (Coulter, 1991).

5.3. Les crustacés

La communauté de crustacés zooplanctoniques est très simple mais domine la communauté zooplanctonique en nombre et en biomasse (Coulter, 1991). On trouve un copépode calanoïde, *Tropodiaptomus simplex*, un cyclopoïde prédateur *Mesocyclops aequatorialis*, un petit cyclopoïde *Tropocyclops tenellus* et des décapodes de la famille des Atyidae avec entre autres l'espèce endémique *Limnocaridina*. Cette simplification est due à la prédation, à de hautes températures et au fait qu'il n'y a pas de saison dans les lacs tropicaux (Coulter, 1991).

6. La boucle microbienne

6.1. Description de la boucle microbienne

Les milieux aquatiques sont fortement influencés par l'activité des microorganismes responsables des flux de carbone et des autres éléments biogènes principaux (N,P,O). En milieu aquatique, la synthèse de matière organique est réalisée par les végétaux supérieurs, les bactéries photosynthétiques et chimiosynthétiques, mais surtout par les algues planctoniques (phytoplancton).

Dans les milieux côtiers des océans et dans les lacs eutrophes (grande quantité de phosphore disponible), relativement peu de production primaire passe par les bactéries, ce qui augmente la quantité de nutriments et la disponibilité en carbone pour le reste de la chaîne alimentaire. Ceci contraste avec la plupart des océans et beaucoup de lacs oligotrophes (petite quantité de phosphore disponible). Dans ces systèmes, les bactéries constituent la majeure partie de la biomasse et sont les organismes métaboliquement les plus actifs.

Les bactéries hétérotrophes sont connues comme étant les principaux agents de la dégradation de la matière organique et de sa reminéralisation (Sherr et Sherr, 1996). Le taux de croissance rapide et une efficacité de croissance potentiellement haute des bactéries aquatiques ont suggéré à beaucoup de chercheurs que la production de biomasse bactérienne particulière hétérotrophique représente un lien important entre les détritiques, la matière organique dissoute et de plus hauts niveaux trophiques (Pomeroy 1974, Paerl 1978, Porter *et al.* 1979). D'autre part, il existe une étroite relation entre la production primaire et l'activité bactérienne dans les systèmes marins (Cole *et al.* 1988, Lancelot et Billen 1984) et dans les eaux douces (Tanaka *et al.* 1974). Des études ont d'ailleurs montré que les pics bactériens surviennent généralement après les maxima algaux.

Souvent, en milieu aquatique, la production primaire phytoplanctonique constitue la source unique ou dominante de matière organique disponible pour les bactéries. La biomasse bactérienne comprend souvent une fraction importante de carbone organique particulaire, dépassant même très souvent la biomasse phytoplanctonique des systèmes oligotrophes (Cho et Azam 1988, Fuhrman *et al.* 1989, Simon *et al.* 1992). Le bactérioplancton peut ainsi consommer 30 à 60% de la production primaire via les matières organiques dissoutes (Williams 1981, Azam *et al.* 1983, Cole *et al.* 1988).

Contrairement à une chaîne trophique classique (production primaire → zooplancton → poissons) où les bactéries sont cantonnées à un rôle de minéralisateur, le concept de boucle microbienne reconnaît une importance aux bactéries qui utilisent la matière organique dissoute (MOD) provenant des algues. Les bactéries sont en effet capables d'utiliser les substances organiques larguées par le phytoplancton. On estime que 5 à 50% du carbone fixé par la photosynthèse est ensuite relargué en tant que matière organique dissoute (Larsson et Hagström, 1982).

Cette excrétion phytoplanctonique est un processus normal du métabolisme des producteurs primaires (Sell et Overbeck, 1992). Larsson et Hagström (1979) ont démontré un transfert direct d'exsudats du phytoplancton vers les bactéries, alors que Derenbach et Williams (1974) ont montré que les bactéries sont capables de les utiliser rapidement.

Enfin, les bactéries présentent des patterns saisonniers d'abondance en réponse aux matières organiques dissoutes larguées par le phytoplancton (Larsson et Hagström, 1979). Cette libération de matière organique peut-être causée par beaucoup de processus : elle peut-être due à l'autolyse, à une lyse par des parasites intra- ou extra-cellulaires (Burnham *et al.*, 1976), à la rupture mécanique causée par le zooplancton lors de l'ingestion d'algues ou à une excrétion active de métabolites par les algues.

Parmi tous les apports possibles de matières organiques, les apports provenant du phytoplancton sont les plus rapidement assimilables car facilement biodégradables. Jusqu'à 50 % de l'activité bactérienne hétérotrophique peut être supportée par la production extracellulaire algale relarguée durant les blooms algaux (Larsson et Hagström 1982, Burney *et al.*, 1982). Il existe d'ailleurs des relations entre la production phytoplanctonique et la production bactérienne, via l'excrétion ou la lyse algale (fig.6) (Agusti *et al.* 1998, Agusti et Duarte, 2000).

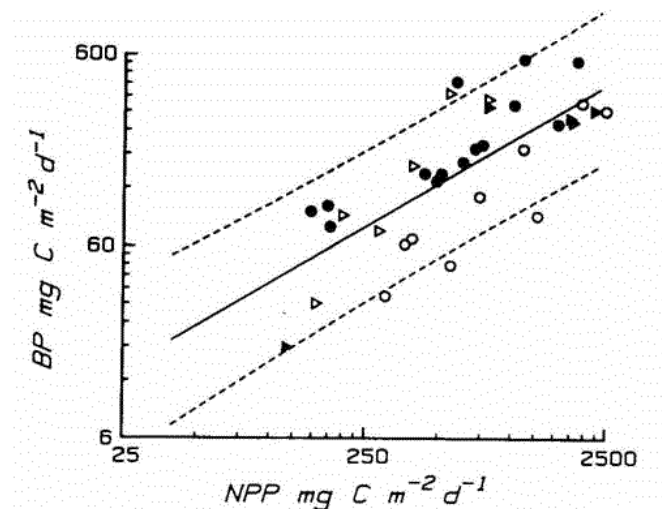


Fig.6 : Corrélation entre la production primaire (NPP) et la production bactérienne (PB). Régression : $\text{Log } Y = 0.75 \text{ Log } X + 0.093$. Les points blancs sont pour le milieu marin, les points noirs pour l'eau douce (Cole *et al.* 1988)

Dans ce concept de boucle microbienne, les bactéries recyclent donc les éléments nutritifs et transfèrent une partie de la production primaire vers les niveaux trophiques supérieurs (fig.7) (Azam *et al.* 1983 ; Garnier et Barillier, 1991).

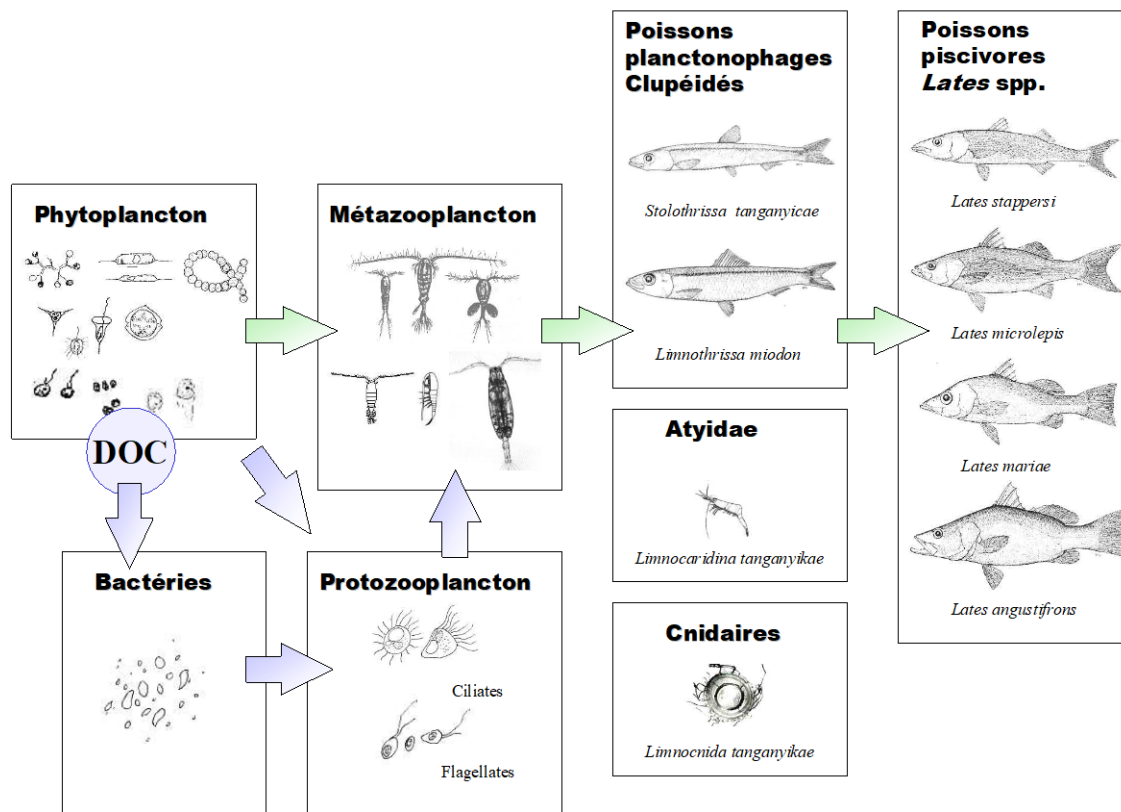


Fig.7 : Représentation schématique de la boucle microbienne. (Pirlot 2003, comm. pers.).

Au compartiment supérieur, le grazing par des protistes phagotrophes, et particulièrement les nanoflagellés hétérotrophes (HNF) a été identifié comme étant le principal facteur de perte bactérienne (Fenchel 1982, Sherr et Sherr 1984, Wright et Coffin 1984, Pace 1988). Les protozoaires hétérotrophes ciliés sont les plus grands des protozoaires, leur taille peut aller jusqu'à 200 μm . Ils se nourrissent de bactéries (Sherr *et al.*, 1986), de nanophytoplancton (2 à 20 μm) mais aussi de petits protozoaires, principalement des flagellés. Les nanoflagellés hétérotrophes (HNF) sont plus petits que les ciliés et sont constitués d'une cellule sphérique et de un ou deux flagelles pas toujours visibles.

Les flagellés se contentent d'ingérer quelques bactéries par heure, alors que la vitesse d'ingestion des ciliés est généralement de l'ordre des centaines de bactéries ingérées par individu et par heure. Cependant ce sont les flagellés qui exercent l'essentiel de la prédation sur les bactéries car ils ont une densité beaucoup plus élevée que celle des ciliés (Menon *et al.* 1996). Selon certains auteurs, les protozoaires peuvent consommer 95% de la production bactérienne (Coffin et Sharp, 1987). D'autre part, les protozoaires excrètent des composés organiques qui peuvent être utilisés par les bactéries dont ils se nourrissent (Sieburth et Davis, 1982 ; Taylor *et al.* 1985). La prédation sur les bactéries peut augmenter l'activité métabolique bactérienne en excréant des nutriments organiques et inorganiques et en réduisant la compétition pour les ressources entre différents membres d'assemblage phytoplanctonique (Johannes 1965, Fenchel 1976).

Une étude de Azam et al. (1983) suggère que le nombre de bactéries libre est contrôlé par la population de nanoflagellés hétérotrophes et non pas par la quantité de nutriments disponibles (les bactéries ont un rapport surface / volume important et elles sont adaptées à assimiler des nutriments très faiblement concentrés). Le protozooplancton (et principalement les nanoflagellés) est ainsi capable de réguler les stocks, la composition des espèces et l'activité bactérienne via une relation de type proie-prédateur entre les populations bactériennes et celles des nanoflagellés. Dans une telle relation, les nanoflagellés présentent un pic d'abondance légèrement décalé par rapport au pic de bactéries (fig.8).

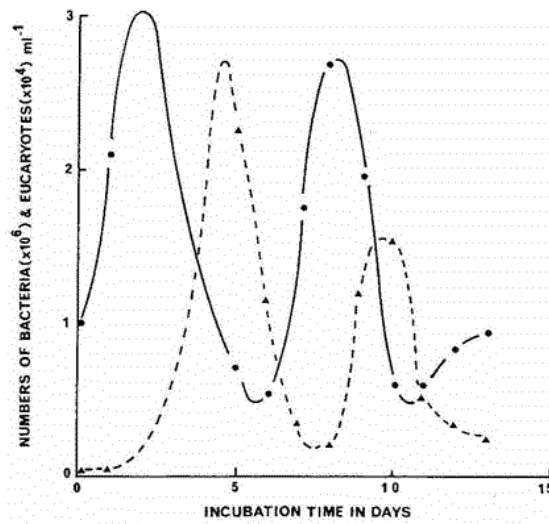


Fig.8 : Relation proie-prédateur entre des bactéries et un petit protozoaire (3 à 10 μ m) (Thingstad unpubl.in : Azam *et al.* 1983).

Les flagellés sont à leur tour mangés par le microzooplancton. Les flagellés et le microzooplancton font partie des organismes couvrant la même classe de taille que le phytoplancton, permettant ainsi de renvoyer de l'énergie provenant de la boucle microbienne vers la chaîne alimentaire classique (fig.7).

Un modèle mathématique développé par Stone (1990) permet d'étudier les interactions entre organismes microbiens et phytoplanctoniques considérées dans un contexte de communauté. Le modèle est en particulier utilisé pour comprendre le comportement paradoxal du phytoplancton qui stimule les bactéries lorsque il se trouve en conditions de stress généré par un manque de nutriments (ceci est paradoxal car les bactéries sont les organismes en compétition avec le phytoplancton pour les nutriments inorganiques). Ce modèle montre qu'un tel comportement peut proférer des avantages indirects au phytoplancton.

En période de limitation de nutriments, le phytoplancton largue du carbone organique extracellulaire (COE), conduisant à la formation de carbone réduit disponible pour l'utilisation bactérienne. Comme les deux organismes sont en compétition pour les mêmes nutriments inorganiques, il semble paradoxal que le phytoplancton stimule les bactéries (Bratbak & Thingstad 1985). Le phytoplancton, en assistant les bactéries, devrait souffrir d'un manque accru de nutriments, excréter plus de COE et finalement créer des conditions qui sont peu favorables à leur propre existence.

Ce paradoxe devient compréhensible si on l'examine d'un point de vue communautaire. En effet les protozoaires bactérivores peuvent influencer la manière dont interagissent les bactéries et le phytoplancton. Les protozoaires, étant des bactérivores voraces, sont désavantageux pour les bactéries lorsque celles-ci sont dominantes sur le phytoplancton. Les protozoaires exercent ainsi un effet indirect sur le phytoplancton (Boucher et al. 1982). D'autre part, comme les protozoaires sont des grazers et recycleurs relativement rapides, ils peuvent indirectement alléger la pression compétitive des bactéries sur le phytoplancton en fournissant un surcroît de nutriments au phytoplancton.

Les bactéries peuvent également servir de nourriture pour des animaux plus grands tels que les éponges (Reiswig, 1974, 1975) et bivalves (Jorgensen 1966, Stuart *et al.* 1982, Wright *et al.* 1982). Cependant, les bactéries sont à la limite inférieure de l'efficacité d'utilisation par la macrofaune, les bactéries servant juste un rôle de suppléments nutritifs. Il est cependant peu probable que la macrofaune joue un rôle significatif dans le contrôle des populations bactériennes.

6.2. Importance dans les milieux oligotrophes

En milieu oligotrophe, l'excrétion phytoplanctonique est importante (Lancelot, 1983) et stimule la production bactérienne. De plus, ce genre de milieu favorise les organismes de petite taille dont le rapport surface / volume est élevé. Cette production diminue encore plus la disponibilité des nutriments pour le phytoplancton. Heureusement, le broutage des bactéries par les protozoaires permet de récupérer les matières organiques et les nutriments; la boucle joue donc un rôle stabilisateur (Stone, 1990). L'importance de cette boucle microbienne confère aux milieux oligotrophes une grande capacité de reminéralisation.

En milieu eutrophe, c'est plutôt la chaîne trophique classique qui est dominante. Avec de fortes biomasses phytoplanctoniques favorisant le macrozooplancton, la boucle microbienne n'intervient que pour optimiser la biosynthèse en récupérant les matières organiques dissoutes (MOD) provenant des rejets métaboliques des autres niveaux du réseau trophique. Le métagéoplancton bactériophage, court-circuitant la boucle, permet aussi de réduire le nombre de niveaux trophiques et donc les pertes par respiration.

Les lacs et les océans oligotrophes sont caractérisés par des plus grands rapports MOD / matières organiques particulaires (MOP) en comparaison avec les systèmes eutrophes. La dominance des MOD dans les systèmes oligotrophes supporte largement la prédominance d'un réseau trophique microbien, alors que les eaux eutrophes dominées par des MOP sont plus susceptibles de soutenir la prédominance d'une chaîne alimentaire de type "grazers" (Wetzel 1984).

6.3. Dans le Tanganyika

Dès 1954, Van Meel suggéra que la communauté bactérienne pouvait éventuellement jouer un rôle important dans la chaîne trophique du lac Tanganyika. D'après lui, la production bactérienne permet de résoudre le paradoxe d'une haute transparence, d'une faible quantité

d'algues et d'un zooplancton abondant. Hecky et Kling (1981) montrent que le phytoplancton n'est pas aussi rare qu'on le dirait et également que les bactéries sont abondantes dans le lac. En 1975, la biomasse bactérienne dans la zone euphotique est plus élevée que la biomasse du phytoplancton libre. Cette biomasse équivaut aux biomasses combinées du phytoplancton et de zoochlorelles, symbiotique dans *Strombidium*.

Hecky *et al.* (1981) trouvèrent d'autres évidences montrant l'importance des bactéries : les taux de consommation en CO_2 et O_2 dans l'obscurité sont élevés au regard de la biomasse phytoplanctonique. De plus, la respiration phytoplanctonique n'est responsable que de 5 à 20 % de la consommation totale en O_2 sur 24 h dans le noir. D'après des équations trouvées dans la littérature, la productivité bactérienne nette dans la zone euphotique correspond à approximativement 50 % de la production primaire nette. Le taux de croissance calculé pour les bactéries est de 0.9 j^{-1} , comparé à un taux de $1,2 \text{ j}^{-1}$ pour le phytoplancton (Hecky *et al.* 1981).

Les bactéries permettent également de redistribuer l'énergie précédemment stockée dans le monimolimnion. En effet, des quantités importantes de CH_4 , NH_4^+ , H_2S et de COD sont présentes dans le monimolimnion et peuvent être métabolisés par des bactéries hétérotrophes et chémoautotrophes. Cependant, l'importance de ces apports en nutriments est inconnu.

L'utilisation de COD par les bactéries est importante car les bactéries ont la capacité de convertir l'énergie fixée sous forme dissoute vers des formes particulières pouvant ensuite être ingérées par des organismes de plus grande taille. En effet, les protozoaires sont abondants dans la zone pélagique du Tanganyika, leur biomasse est souvent comparable à celle du phytoplancton. Cette boucle alternative peut-être importante pour le zooplancton qui effectue des migrations verticales journalières, car leur respiration n'est pas empêchée au niveau des eaux profondes.

7. Objectifs du travail

Les connaissances sur le grazing des bactéries par les protozoaires ainsi que les relations entre les différents composants de la boucle microbienne sont bien connues pour une grande quantité de milieux marins et lacustres, mais aucune approche de la boucle microbienne n'avait encore été réalisée pour le Tanganyika. Ce n'est en effet que récemment que l'importance de cette boucle microbienne n'a été admise dans le Tanganyika. Une véritable étude des relations trophiques entre microorganismes dans ce lac fait encore actuellement défaut. Le but de ce travail est de combler partiellement cette lacune.

Dans ce contexte, nous allons d'abord nous attacher à observer une éventuelle relation entre le phytoplancton et les bactéries via les productions primaires et bactériennes et nous quantifieront la quantité de carbone transitant entre les compartiments phytoplanctoniques et bactériens.

Puis nous allons nous attarder sur ce qui constituera la majeure partie de ce travail, à savoir le rôle des microprotozoaires hétérotrophes en tant que prédateurs des bactéries. On cherchera donc à connaître la quantité de bactéries par individus que peuvent ingérer les flagellés et les ciliés par heure. Puis on examinera le nombre de bactéries ingérées par l'ensemble des flagellés et ciliés du Tanganyika par heure.

1. Campagnes de terrain

Les échantillonnages relatifs à l'estimation du grazing par les protozoaires sur les bactéries ont été réalisés un mardi sur deux pendant 8 semaines du 1 avril au 6 mai 2003, à Mpulungu, station zambienne située à l'extrémité sud du lac Tanganyika. Lors de chaque échantillonnage, un échantillon de 20 litres, représentatif de la zone photique, a été réalisé par prélèvements de 5 litres aux profondeurs de 5, 10, 20 et 30 mètres. De ce volume, ont ensuite été extraits 500 ml. Un échantillon de 500 ml a été également prélevé aux profondeurs de 60 et 100 m. D'autre part, des échantillonnages destinés aux mesures de nutriments, de production primaire, d'estimation des biomasses et abondances phytoplanctoniques, d'estimation de productions et d'abondances bactériennes ont été réalisés chaque mardi du 25 février au 29 avril 2003. Chaque semaine, un échantillon de 20 litres, représentatif de la zone photique a été réalisé. Les prélèvements étaient effectués à l'aide de bouteille Van Dorn de 5 litres.

2. Suivi de base

2.1. Analyses physico-chimiques

Température, pH, Oxygène, Conductivité, Turbidité

Ces différentes mesures ont été réalisées à chaque campagne sur le terrain. Toutes les mesures sont réalisées en même temps grâce à une sonde immergeable multi-paramétrique (Hydrolab DS 4) sur une colonne d'eau allant de 0 à 100 m. Les mesures étaient prises tous les deux mètres.

Transparence de l'eau

La transparence de l'eau est mesurée à chaque campagne au point d'échantillonnage à l'aide du disque de Secchi, la profondeur à partir de laquelle le disque n'est plus visible correspond en moyenne à 15% de l'intensité lumineuse dans la colonne d'eau.

A partir de la profondeur déterminée par le disque de Secchi, on peut calculer le coefficient d'extinction de la lumière dans la colonne d'eau grâce à la formule suivante :

$$k = 1,7 / P$$

Avec k : coefficient d'extinction de la lumière (m^{-1})

P : profondeur mesurée grâce au disque de Secchi (m)

Grâce au coefficient d'extinction ainsi obtenu, on peut estimer la profondeur de la zone photique, ou zone de la colonne d'eau recevant assez de lumière pour que le phytoplancton puisse y réaliser la photosynthèse. Ceci à l'aide de la formule :

$$Z_{eu} = 4,6 / k$$

Avec Z_{eu} : profondeur de la zone photique
k : coefficient d'extinction de la lumière

2.2. Nutriments

L'eau destinée au dosage des nutriments était soit analysée le lendemain de l'échantillonnage, soit conservée au congélateur pour être analysée la semaine suivante.

Azote :

L'azote inorganique dissous dans l'eau est présent sous forme d'ammoniaque, de nitrites et de nitrates. Tous les dosages des différentes formes d'azote sont réalisés sur de l'eau filtrée sur Macherey-Nagel GF/5.

Ammoniaque :

L'ammoniaque (NH_4^+) réagit avec les ions hypochlorites, issus de l'hydrolyse alcaline du dichloroisocyanurate et avec le salicylate de sodium en présence du nitroprussiate de sodium, qui agit comme catalyseur pour former un composé coloré. L'absorbance de ce composé est mesurée à 655 nm par un spectrophotomètre.

Nitrites :

Le principe de la méthode consiste en une diazotation de l'acide sulfanilique en présence de 1 – naphthylamine qui donne un complexe rouge dont l'absorbance se lit à 520 nm.

Nitrates :

Les nitrates sont d'abord convertis en nitrites à l'aide de cadmium, ensuite l'échantillon réduit est dosé par la méthode au 1 – naphthylamine.

Phosphore

Orthophosphates :

Les orthophosphates (PO_4^{3-} , HPO_4^{2-} , H_2PO_4^-) constituent les principaux représentants du phosphore inorganique dissous. Le dosage se réalise sur de l'eau filtrée et consiste en une mesure d'absorbance à 882 nm, dans des cellules de 40 mm. La coloration bleue, mesurée par le spectrophotomètre, provient de la réduction par de l'acide ascorbique d'un complexe phosphomolybdique, lui-même formé par la réaction, en milieu acide, d'un complexe de molybdate d'ammonium avec les phosphates présents dans l'eau.

Phosphore total :

Le dosage du phosphore total se réalise sur de l'eau brute (en vue d'une analyse ultérieure, l'échantillon d'eau de +/- 40 ml est préalablement fixé avec 500 µl d'H₂SO₄, et conservé au congélateur). Du persulphate de potassium et de l'acide sulfurique sont ajoutés à l'échantillon, afin d'oxyder le phosphore et de l'hydrolyser en orthophosphates. C'est sous cette forme que sera réalisé le dosage, identique donc à celui des orthophosphates.

Silice

La silice « réactive » présente dans les eaux naturelles concerne les formes dissoutes (monomères ou polymères d'acide orthosilicique H₄SiO₄).

A pH acide, les ions siliciliques forment un complexe jaune avec les ions molybdates ; ceux-ci sont ensuite réduits par du chlorure d'étain en un complexe bleu afin d'augmenter la sensibilité. L'absorbance est lue au spectrophotomètre à 815 nm.

3. Les communautés planctoniques

3.1 Etude des bactéries

3.1.1 Abondances et biomasses bactériennes

Prélèvement et conservation des échantillons

Pour la détermination des abondances et biomasses bactériennes, 20 ml d'eau, provenant de l'échantillon moyen de la zone photique récolté chaque semaine à la bouteille de Van Dorn (capacité 5 litres) ont été fixés au formol et conservés au réfrigérateur en vue de comptages ultérieurs au microscope à épifluorescence au laboratoire du Professeur P. Servais à l'ULB (Ecologie des Systèmes Aquatiques).

Principe de la méthode

La microscopie à épifluorescence permet de compter les bactéries totales après coloration par un fluorochrome spécifique des acides nucléiques. Dans ce cas, on utilise le DAPI (4'-6' diaminophénylindole) selon une méthode inspirée de Porter et Feig (1980). Les organismes ainsi colorés et récoltés par filtration sur une membrane colorée à l'Irgalan Black, fluorescent sous l'effet de la lumière UV, émise par une lampe à vapeur de mercure. La lumière réémise est filtrée par un miroir vers les oculaires, ce qui permet de visualiser les microorganismes.

Intérêts de l'utilisation du DAPI

1 : Contrairement à d'autres méthodes, l'utilisation du DAPI permet de distinguer les bactéries des particules non vivantes (détritus, colloïdes) car sous une lumière d'excitation de 365 nm de longueur d'onde, le complexe DNA-DAPI fluoresce en bleu vif, alors que le DAPI

non lié ou lié à un matériel différent du DNA fluoresce jaune pâle. Les bactéries peuvent donc aisément être distinguées des particules non vivantes.

2 : Le DAPI conserve plus longtemps que d'autres produits sa capacité d'excitation de la fluorescence. La stabilité du DAPI et l'occultation des échantillons durant la procédure expérimentale permet d'augmenter le temps de comptage des lames.

3 : Les comptages de bactéries sur lames DAPI reste constant pour au moins 24 semaines à 4°C dans le noir, contre une semaine seulement pour d'autres produits. Le DAPI permet donc des périodes plus longues de stockage des lames.

Protocole

Les 20 ml d'eau sont colorés 15 min à l'obscurité (l'appareil de filtration est occulté par du papier d'argent) par une solution de DAPI (concentration finale = 1µg/ml) sur un filtre Nucléopore en polycarbonate (diamètre 25 mm, taille des pores 0,2 µm) préalablement teint à l'Irgalan black pour éliminer sa fluorescence propre, sous un vide faible, de manière à obtenir une dispersion uniforme des bactéries.

Après filtration, le filtre est posé sur une lame de microscope avec une goutte d'huile à immersion, puis recouvert d'une lamelle. Comme les bactéries ne sont pas directement comptées, les lames sont conservées dans l'obscurité et à 4°C. Les bactéries sont comptées sur un minimum de 8 champs à l'aide d'un microscope à épifluorescence (Leica DMRXA), équipé d'une lampe à vapeur de mercure et d'une combinaison de filtres (filtre d'excitation : 340-380 nm, miroir séparateur : 400 nm, filtre d'arrêt : 340 nm). Grossissement 1000 X.

Les comptages sont automatisés grâce aux systèmes informatiques analyseurs d'image. Cette technique est basée sur la détection et la quantification de la fluorescence induite chez les bactéries. En intégrant rapidement les différents paramètres cellulaires physiques et biologiques, cette technique constitue une bonne méthode d'étude de bactérie *in situ* en milieu aquatique (Monfort *et al.* 1995). En pratique, la connaissance du rapport de la surface utile du filtre sur celle d'un champ de comptage permet d'estimer le nombre de bactéries par unité de volume en fonction du volume filtré :

$$\text{Abondance (bact.l}^{-1}\text{)} = n \cdot 49087,39 \cdot 1000 / V$$

Avec n = nombre moyen de bactéries par champ

49087,39 = nombre de champs de comptages dans la surface utile d'un filtre

V = volume filtré (ml)

Calcul du biovolume et de la biomasse

Dans le Tanganyika, on observe principalement des bactéries sphériques. Les volumes bactériens sont calculés en considérant les bactéries comme des sphères (Watson *et al.*, 1977 ; Fuhrman *et al.*, 1980).

Le biovolume moyen des bactéries (V_b , en μm^3) est calculé à l'aide de la formule suivante :

$$V = (3,14 (l)^3) / 6$$

Avec l : diamètre de la bactérie

La biomasse (B_b , en fg C.l^{-1}) est calculée à l'aide de la formule suivante (Simon et Azam 1980) :

$$B = V. (130.10^{-15} + 350.10^{-15} * e^{-v/0,0035})$$

3.1.2. Production bactérienne

La méthode proposée par Fuhrman et Azam (1980, 1982) permettant d'évaluer la production bactérienne par mesure de l'incorporation de thymidine tritiée dans le DNA bactérien a été utilisée comme mesure de la production bactérienne en milieu aquatique.

La synthèse du DNA chez les bactéries est proportionnelle au taux de division cellulaire et donc à la production de biomasse bactérienne. Une mesure du taux de synthèse du DNA permet donc d'évaluer la production bactérienne. Le taux de synthèse du DNA peut être estimé par la mesure du taux d'incorporation de (méthyl- ^3H)-thymidine dans le DNA des bactéries hétérotrophes. On utilise préférentiellement la thymidine à un autre nucléoside car celle-ci est uniquement précurseur du DNA et non du RNA.

Fuhrman et Azam (1982) ont démontré la spécificité de cette méthode par autoradiographie : dans les eaux naturelles aérobies, l'incorporation active de thymidine exogène à des concentrations nanomolaires est le fait des seules bactéries et de toutes les bactéries actives.

Mesure de la synthèse du DNA bactérien

Pratiquement, on incube 4 flacons de 20 ml d'échantillon d'eau provenant de l'échantillon moyen de la zone photique en présence de respectivement 100 μl , 200 μl , 400 μl et 800 μl de (méthyl- ^3H)-thymidine à une concentration saturante (20 nM/L). Après deux heures d'incubation à la température *in situ*, la réaction est bloquée avec 10 ml d'acide trichloroacétique (TCA) 10% et les flacons sont placés au réfrigérateur pendant 15 minutes. Le précipité est récolté sur un filtre en nitrate de cellulose (Sartorius) de porosité 0.2 μm et rincé trois fois avec du TCA 5%. La radioactivité incorporée se retrouve donc sur le filtre 0.2 μm en nitrate de cellulose et est mesurée par scintillation liquide (scintillateur Packard Tri/Carb) en présence de 10 ml de filter count.

La vitesse d'incorporation (v) de la thymidine est calculée par la relation suivante:

$$V_{(nmol.l^{-1}.h^{-1})} = (DPM_{inc} / DPM_{aj}) * nmol_{aj} * (1000 / V * t)$$

où :	DPM_{inc}	radioactivité incorporée dans la fraction insoluble au TCA froid (dpm)
	DPM_{aj}	radioactivité ajoutée à l'échantillon sous forme de 3H -Thymidine (dpm)
	$nmol_{aj}$	quantité totale de 3H -Thymidine ajoutée (nmol)
	t	temps d'incubation (h)
	V	volume d'échantillon incubé en présence de 3H -Thymidine (ml)

Afin de convertir les mesures de taux d'incorporation de 3H -Thymidine en production cellulaire (nombre de cellules produites.l⁻¹.h⁻¹), il est nécessaire d'utiliser un facteur de conversion (cellules produites par mole de thymidine incorporée dans la fraction insoluble au TCA froid). Ce facteur de conversion a été déterminé dans les mêmes conditions expérimentales que celles utilisées dans le travail sur les eaux de la Haute Meuse belge (Servais, 1989), il est de 0,5.10¹⁸ cellules par mole de thymidine incorporée. Cette valeur se situe dans la gamme des facteurs de conversion qui peuvent être calculés sur des bases théoriques (0,3.10¹⁸ à 0,6.10¹⁸ cellules/mole thymidine incorporée) (Servais, 1995).

La production bactérienne exprimée en µg C de biomasse produite par litre et par heure, peut être calculée à partir de la production cellulaire en multipliant cette dernière par le contenu moyen en carbone des cellules bactériennes (estimé au cours des comptages en épifluorescence).

3.2. Etude du phytoplancton

3.2.1. Dosage de la chlorophylle *a* par fluorométrie

Pour différentes profondeurs (5, 10, 20 et 30 m), 5 litres d'eau ont été mélangés, de manière à obtenir un échantillon moyen représentatif de la zone photique. De ces 20 litres, 3 litres sont directement filtrés sur un filtre Macherey-Nagel GF/5. Les filtres sont ensuite transférés dans des fioles en verre de 20 ml, auxquelles 10 ml d'acétone 90% sont ajoutés, en vue de l'extraction des pigments. Les échantillons subissent alors une première sonication de 15 minutes, avant d'être conservés au froid jusqu'au lendemain, où ils subiront une seconde sonication de 15 minutes.

La biomasse phytoplanctonique peut être estimée grâce au dosage de la chlorophylle *a* par fluorométrie. L'absorbance d'un blanc (5 ml d'acétone 90%) est mesurée. La concentration en chlorophylle *a* (µg.l⁻¹) est obtenue par la formule :

$$(F_{\text{éch}} - F_b) * 0,2868 * V_e * \text{dilution} / V_f * 1000$$

où : $F_{\text{éch}}$	fluorescence de l'échantillon
F_b	fluorescence du blanc
V_e	volume de l'extrait (acétone) (10 ml)
V_f	volume filtré (l)

3.2.2. Production primaire

La production primaire a été mesurée dans 9 flacons de 250 ml laissant passer des intensités lumineuses relatives différentes et placés dans un incubateur. Chacun des 9 flacons est rempli avec 250 ml d'eau brute provenant de l'échantillon moyen de la zone photique auxquels on ajoute 500 μCi de $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$. Les flacons sont ensuite incubés en surface dans le lac pendant une courte durée (2 à 3 heures). Pendant toute la durée de l'incubation, l'intensité lumineuse moyenne est mesurée grâce à une sonde LI-COR. Un flacon « sombre » est incubé pour mesurer l'assimilation de carbone inorganique à l'obscurité. En fin d'incubation, l'assimilation est stoppée par ajout dans chaque flacon de 2 ml de formol 4 % neutralisé.

Afin de mesurer la radioactivité totale introduite, trois témoins sont mesurés : on prélève 250 μl d'eau marquée que l'on place dans une fiole à scintillation de 20 ml en présence de 250 μl de phényléthylamine.

Le contenu de chaque bouteille est filtré sur des filtres Whatman GF/C (porosité : 1,2 μm). Après rinçage à l'HCl 0,1N (pour l'élimination des résidus de C inorganique), les filtres sont placés dans des fioles à scintillation de 20 ml. L'activité de chaque filtre et celle des témoins est mesurée au compteur à scintillation Beckman LS 6000 SC après l'ajout de 5 ml de liquide scintillant 'Lumasafe plus'

On peut à partir des différentes activités mesurées, calculer la concentration en carbone assimilé par litre et par heure grâce à la formule :

$$C_{\text{assimil}} = (A_f - B / A_i * V) * {}^{12}\text{C} * 1,06 * 1 / t$$

où : C_{assimil}	C assimilé (mg C. l ⁻¹ .h)
A_f	activité du filtre correspondant à l'échantillon (dpm)
B	activité du filtre correspondant à la bouteille sombre (dpm)
A_i	l'activité moyenne des témoins (dpm.ml ⁻¹)
V	volume de l'échantillon filtré (ml)
${}^{12}\text{C}$	carbone inorganique total assimilable (mg C.l ⁻¹)
$1,06$	correction pour la discrimination isotopique
t	temps (h)

Rem : Le C inorganique total assimilable est calculé à partir des mesures de pH, de température et d'alcalinité

Le calcul de la production primaire journalière par m² est basé sur la relation photosynthèse-lumière définie par Smith (1936) caractérisée par les deux paramètres P_{max} (activité photosynthétique à saturation lumineuse) et I_k (intensité au seuil de saturation). Les courbes ont été ajustées aux points expérimentaux au moyen du logiciel Statistica et selon la formule de Smith 1936, *in* Vollenweider 1965.

$$P_{(z,t)} = P_{\max} * (I_{(z,t)} / I_k) / (1 + (I_{(z,t)} / I_k)^{-2})$$

où :	<i>P</i>(<i>z,t</i>)	taux de photosynthèse à la profondeur <i>z</i> au temps <i>t</i> (mg C.l.h ⁻¹)
	<i>I</i>(<i>z,t</i>)	irradiance photosynthétique active (PAR) à la profondeur <i>z</i> , au temps <i>t</i> , calculée sur base de la radiation incidente et au coefficient vertical d'atténuation de la lumière dans l'eau (μE.m ⁻² .s ⁻¹).
	<i>P</i>_{max}	activité photosynthétique à saturation par la lumière (mg C.l.h ⁻¹)
	<i>I</i>_k	intensité lumineuse au seuil de saturation (μE.m ⁻² .s ⁻¹)

3.3. Etude des protozoaires

3.3.1. Abondance et biomasse des protozoaires

Prélèvements et conservation des échantillons

Pour le protozooplancton, 500 ml d'eau brute ont été prélevés à trois profondeurs différentes (de 0 à 30 m, 60 m et 100 m) à l'aide d'une bouteille de Van Dorn. Ces profondeurs correspondent aux profondeurs standard respectivement de l'épilimnion, de la thermocline et de l'hypolimnion dans le lac Tanganyika. Cette eau va servir à déterminer les abondances et biomasses des protozoaires, mais aussi à mesurer l'ingestion de bactéries par la méthode FMP. L'eau est incubée à température *in situ* pendant 30 min en présence de microsphères fluorescentes (FMP). Durant ce temps, 4 aliquotes de 40 ml sont prélevées à 0, 5, 15 et 30 min et fixées avec 40 ml de glutéraldéhyde 4 %. Le formol ne peut être utilisé pour fixer les protozoaires car il entraîne des phénomènes d'égestion de FMPs.

Comptages des protozoaires

Le dénombrement du nanozooplancton (2 à 20 μm) et du microzooplancton (20 à 200 μm) est effectué par microscopie à épifluorescence après coloration des organismes par un fluorochrome (DAPI). La technique de coloration est identique à celle décrite pour les bactéries, les échantillons sont conservés à + 4°C.

L'utilisation de deux combinaisons de filtres d'excitation et d'émissions différents permet de distinguer les organismes hétérotrophes des autotrophes. On peut ainsi visualiser soit l'ensemble des organismes colorés au DAPI (bleu) soit les organismes autotrophes contenant de la chlorophylle a (rouge).

Pour les flagellés, 65 champs de microscope sont choisis de manière aléatoire et les flagellés sont comptés en distinguant 4 classes de tailles. Le calcul d'un facteur de conversion (82,425) pour la surface totale du filtre ainsi que les volumes filtrés (20 ml pour les filtres 0,8 μm , destinés à retenir les flagellés et 60 ml pour les filtres 10 μm , destinés à retenir les ciliés) permettront d'effectuer les calculs d'abondance. Pour les ciliés, l'ensemble de la lame est balayée et on compte les individus répartis en 5 classes de tailles.

Biovolume et biomasse

Les mesures de largeur (l, μm) et longueur (L, μm) des protozoaires sont effectuées au microscope à épifluorescence à l'aide d'un oculaire portant un réticule gradué et étalonné.

Le biovolume moyen des protozoaires (V_p , μm^3) est estimé à partir des dimensions de 100 nanoprotozoaires et 50 microprotozoaires assimilés soit à une forme sphérique :

$$V_p = (3,14.(1)^3)/6$$

soit ellipsoïdal :

$$V_p = (3,14.(L*1)^2)/6.$$

Les biovolumes des ciliés et des flagellés sont convertis en biomasse carbonée de la même façon que pour les bactéries.

3.3.2 Mesure de l'ingestion de bactéries par la méthode FMP (Fluorescent Micro- Particles)

L'emploi de FMP est appliqué aux estimations de taux d'ingestion des bactéries par les protozoaires (grazing). Ainsi des billes de 0,5 μm de diamètre, colorées par un fluorochrome, sont visualisées directement, par microscopie à épifluorescence, au sein des protozoaires, dans les vacuoles digestives, après ingestion.

- **Principe de la méthode:**

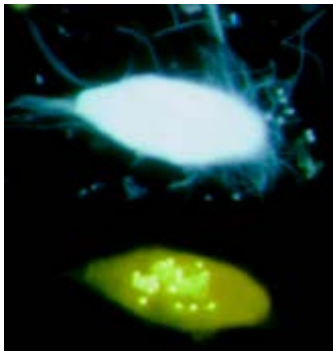


Fig.9 : Deux images d'un même cilié vu sous deux filtres différents. Sur l'image du bas, on peut compter les FMPs...

Cette méthode consiste à inoculer un échantillon naturel avec des FMPs (en concentration trace à savoir environ 10 % de la concentration totale en bactéries de l'échantillon mesurée en 2002 par Samuel Pirlot au microscope à épifluorescence pour le Tanganyika), et suivre au cours du temps le nombre de FMPs ingérées par les protozoaires.

Afin d'éviter l'interférence du processus de digestion des bactéries avec le processus d'ingestion, le taux d'ingestion des FMP par protozoaires par heure, est estimé sur des temps courts (10 à 30 minutes).

- **Estimation du taux d'ingestion:**

Chaque aliquote de 80 ml, fixés comme décrit plus haut, est filtré sur une membrane black comme suit : 20 ml sont filtrés sur 0,8 μm afin de retenir les flagellés et les 60 ml restants sont filtrés sur 10 μm afin de retenir les ciliés. Les différents filtres sont ensuite colorés par une solution de DAPI (1 $\mu\text{g/ml}$) pendant 15 min à l'obscurité. Ces filtres seront posés sur lames et observés au microscope à épifluorescence (1000x).

Pour l'aliquote T0, on filtre en plus 4 ml sur filtre noir 0.2 μm . Cette filtration, suivie par un comptage de bactéries totales, a pour but de vérifier le rapport entre FMPs et bactéries.

A chaque prélèvement, le nombre de bactéries FMP au sein de plus ou moins 100 protozoaires est mesuré et porté en graphique en fonction du temps.

Bactéries ingérées/ Protozoaire

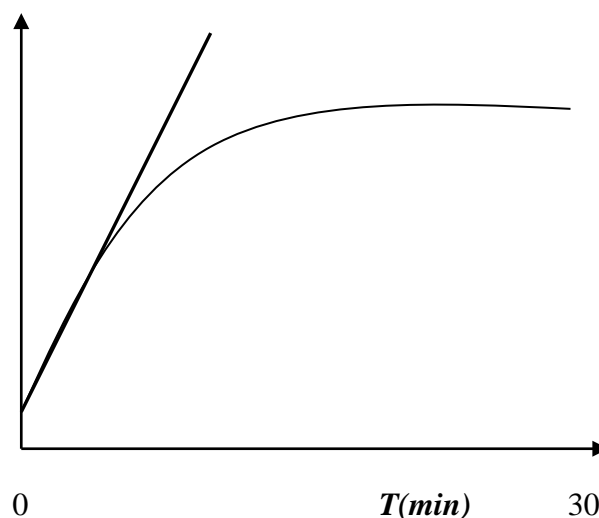


Fig.10 : Evolution de l'ingestion moyenne de bactéries par protozoaire, sur 30 min.

Ce graphique montre que l'ingestion, après un certain temps, diminue pour devenir stationnaire. Cela se produit lorsque l'ingestion de FMPs est égale à la digestion de FMPs. Après un certain temps, on observe une diminution de l'ingestion, signe que les FMPs commencent à se faire rares dans le milieu. Le nombre de bactéries ingérées par protozoaire et par heure est déterminé dans la partie linéaire de la relation.

Afin d'éviter l'interférence du processus de digestion des bactéries avec le processus d'ingestion, le taux d'ingestion des FMPs par les protozoaires par heure, I_{FMP} , est estimé sur des temps courts (0 à 30 minutes selon les organismes) et est obtenu par le calcul de la pente à l'origine de la relation de la figure ci-dessus. Le taux d'ingestion des bactéries I est calculé par la relation suivante qui prend en compte le rapport entre l'abondance des bactéries autochtones (N_{aut}) et l'abondance des FMP ajoutés (N_{FMP}):

$$I = I_{FMP} (N_{FMP} + N_{aut}) / N_{FMP}$$

1. Paramètres physico-chimiques

1.1. Température

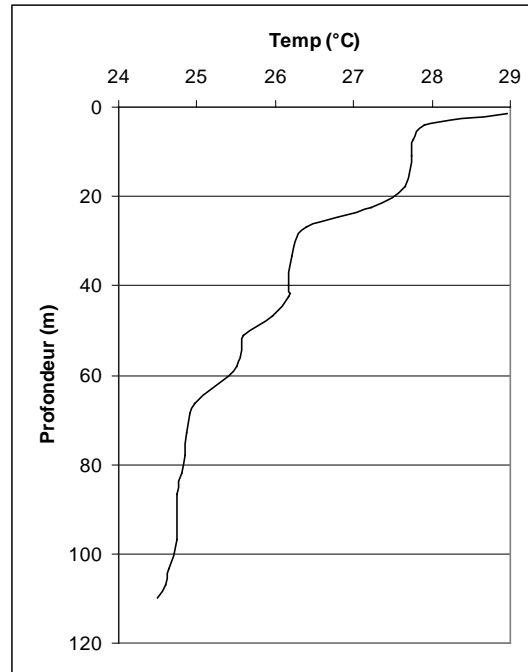


Fig.11 : Evolution de la température en fonction de la profondeur lors de la campagne du 1 avril 2003 à Mpulungu.

La température des eaux de surface du Tanganyika est restée stable tout au long de la période d'échantillonnage. Ces températures, comprises entre 26,4 et 29°C sont légèrement plus élevées que celles rapportées dans la littérature (26-27°C) (Hecky et Kling, 1981). La température des eaux a varié de 1°C pendant la période d'échantillonnage.

1.2. Oxygène dissous

Les concentrations en oxygène dissous en surface varient entre 7,15 et 9,93 mg.l⁻¹ avec une moyenne de 7,48 mg.l⁻¹. Les concentrations en oxygène dissous sont maximales aux environs de 20 mètres puis diminuent régulièrement avec la profondeur.

1.3. pH et alcalinité

Comme le pH-mètre intégré à la sonde hydrolab était inopérant lors des échantillonnages, nous ne disposons pas des données pH pour la durée de l'étude.

1.4. Nutriments

Les concentrations en phosphore sous forme de phosphate sont faibles en surface ($4 \mu\text{g.l}^{-1}$) et légèrement plus élevées à 100 mètres de profondeur ($33 \mu\text{g.l}^{-1}$).

Les concentrations en azote sous forme de nitrites sont à la limite de détection sur toute la profondeur étudiée. Par contre, les concentrations sous forme de nitrates sont élevées à 100m et plus faibles en surface ($25 \mu\text{g.l}^{-1}$ en surface et $73 \mu\text{g.l}^{-1}$ à 100 mètres).

Les concentrations moyennes en silice sont plus importantes et atteignent $0,89 \text{ mg.l}^{-1}$ en surface et $1,47 \text{ mg.l}^{-1}$ à 100 mètres de profondeur.

Ces faibles concentrations mesurées en surface sont le fait d'une utilisation par le phytoplancton, qui se distribue essentiellement sur les 40 premiers mètres. Ensuite, la biomasse algale diminue avec la profondeur, ce qui explique l'augmentation de la concentration en nutriments.

2. Suivi des communautés planctoniques

2.1. Le Phytoplancton

2.1.1. Biomasse phytoplanctonique

Les biomasses phytoplanctoniques ont été estimées d'après le dosage de la chlorophylle *a* présente dans un échantillon d'eau brute. Ces données proviennent d'un mémoire réalisé par Stéphane Stenuite au même moment que cette présente étude.

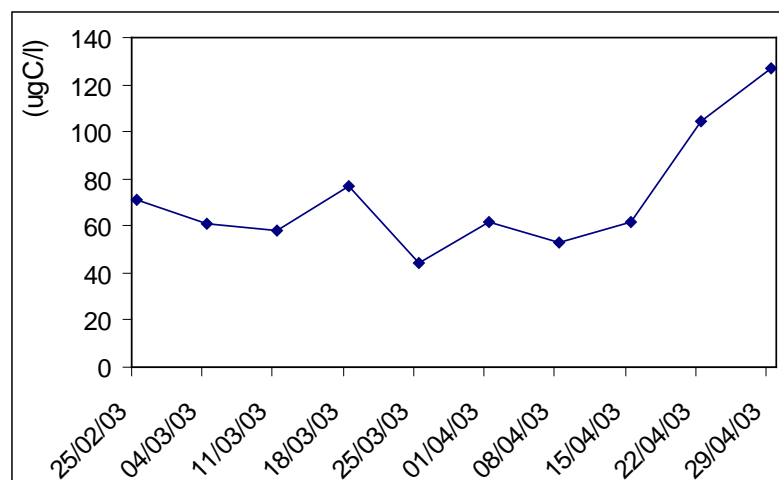


Fig.12 : Evolution des biomasses algales dans les 30 premiers mètres entre le 25 février et le 29 avril 2003 à Mpulungu.

On voit que la biomasse phytoplanctonique totale varie entre 44,13 $\mu\text{g C.l}^{-1}$ le 25 mars et 126,79 $\mu\text{g C.l}^{-1}$ le 29 avril. La biomasse moyenne est de 71,8 $\mu\text{g C.l}^{-1}$. On observe le début d'un pic d'abondance à partir du 15 avril.

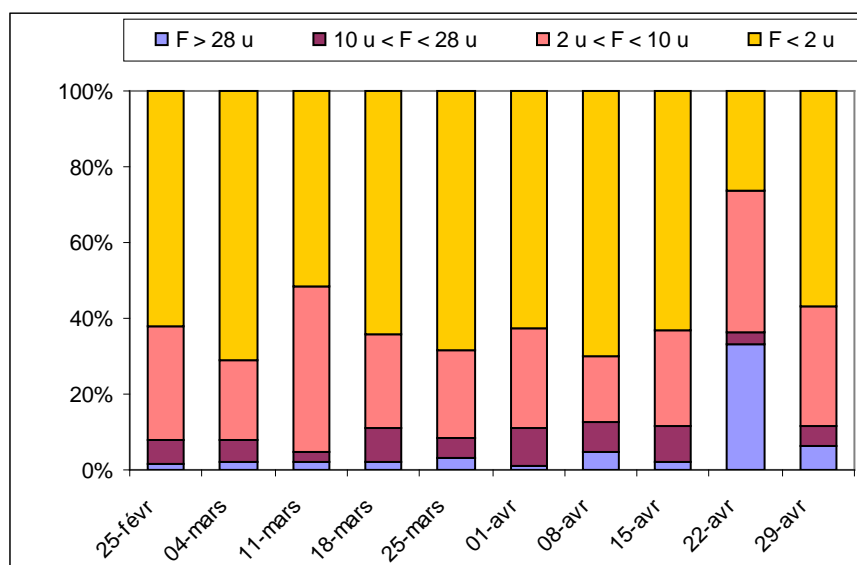


Fig.13 : Fractionnement de la biomasse algale entre le 25 février et le 29 avril 2003 à Mpulungu.

On voit que la majeure partie de la communauté phytoplanctonique est représentée par des algues ayant une taille inférieure à 2 μm .

2.1.2. Production primaire

La production brute journalière du phytoplancton oscille entre 181 et 882 $\text{mg C.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$. Ces valeurs ont été obtenues par Stéphane Stenuite dans le cadre d'un mémoire ayant lieu au même moment que cette étude.

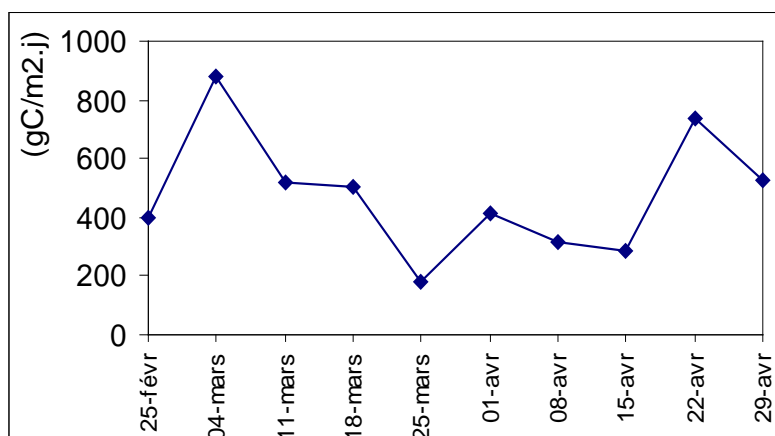


Fig.14 : Evolution de la production primaire dans les 30 premiers mètres du 25 février au 29 avril 2003 à Mpulungu.

Cette production primaire pourra être comparée à la production bactérienne pour observer une éventuelle corrélation.

2.2. Le Bactérioplancton

2.2.1. Biomasse bactérienne

Les dénombrements de bactéries et les mesures de leurs biomasses ont été effectués au microscope à épifluorescence (Sherr *et al.* 1987) toutes les deux semaines du 1 avril au 6 mai 2003.

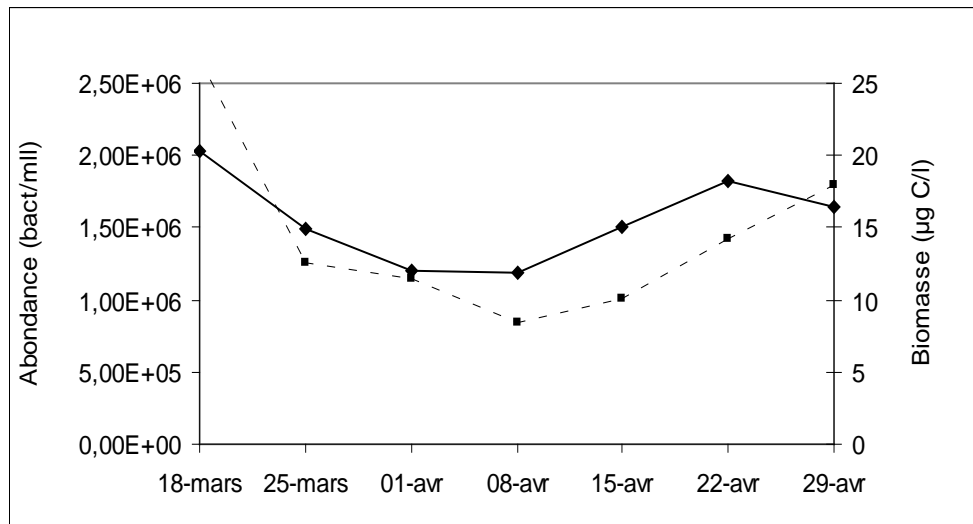


Fig.15 : Evolution de la biomasse et des abondances bactériennes dans les 30 premiers mètres entre le 25 février et le 29 avril 2003 à Mpulungu . (Les abondances bactériennes sont en trait continu, les biomasses en pointillés).

On voit que les biomasses bactériennes vont de pair avec leurs abondances. Celles-ci varient légèrement mais restent dans le même ordre de grandeur et atteignent une moyenne de $1,55 \cdot 10^6$ ind/ml. La moyenne obtenue pour les biomasses est de $14 \mu\text{g C.l}^{-1}$.

2.2.2. Production bactérienne

Les productions bactériennes ont été quantifiées grâce à la méthode se basant sur un suivi de la décroissance de marquage du matériel génétique bactérien préalablement marqué par de la thymidine tritiée.

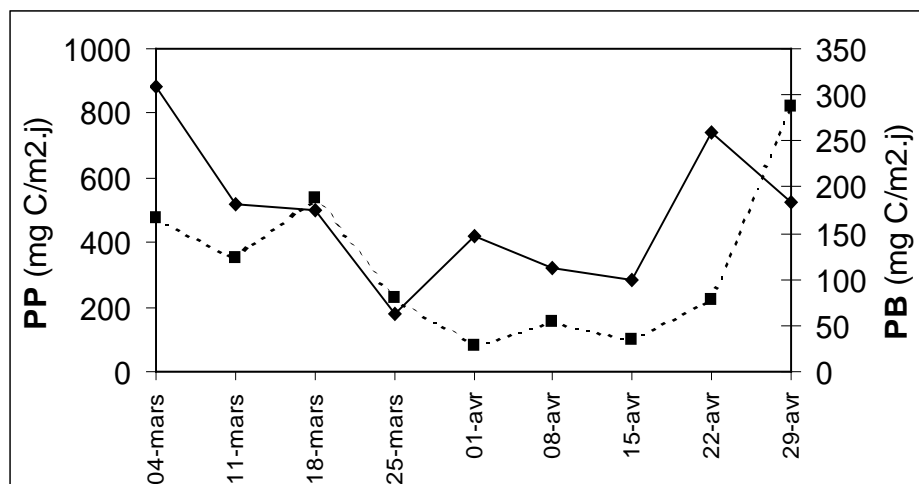


Fig. 16 : Evolution de la production bactérienne et de la production primaire intégrées sur 30 mètres du 4 mars au 29 avril 2003 à Mpulungu (la production primaire est en trait plein et la production bactérienne est pointillé).

La production bactérienne moyenne pour 2003 sur les 30 premiers mètres est de $115,3 \text{ mg C.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$. On peut d'autre part observer une bonne corrélation entre production bactérienne et production primaire.

2.3. Le protozooplancton

2.3.1. Abondance et biomasse des flagellés

Des comptages de flagellés ont été effectués au microscope à épifluorescence toutes les 2 semaines entre le 1 avril et le 6 mai 2003. Ces comptages ont été réalisés dans trois zones de la colonne d'eau : de 0 à 30 m (l'épilimnion), à 60 m (la thermocline) et à 100 m (l'hypolimnion). Ces profondeurs correspondent aux profondeurs standards auxquelles on trouve habituellement ces différentes couches dans le Tanganyika.

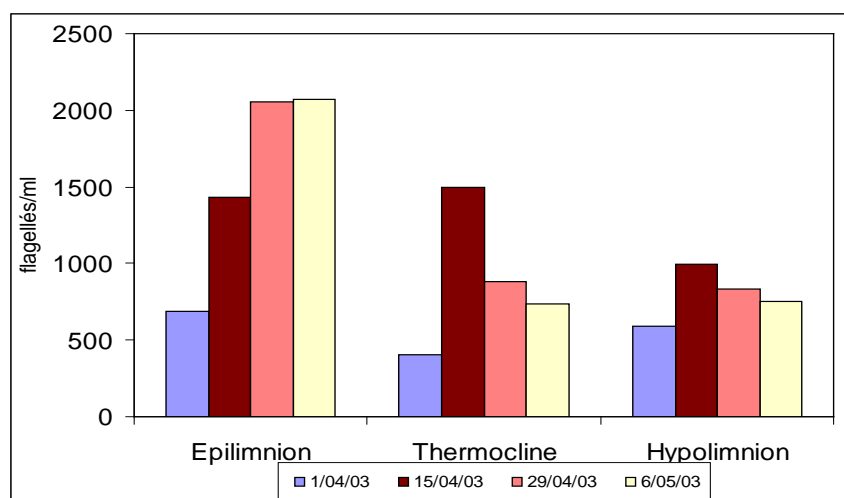


Fig.17 : Evolution des abondance de flagellés dans trois zones de colonne d'eau entre le 1 avril et le 6 mai 2003 à Mpulungu.

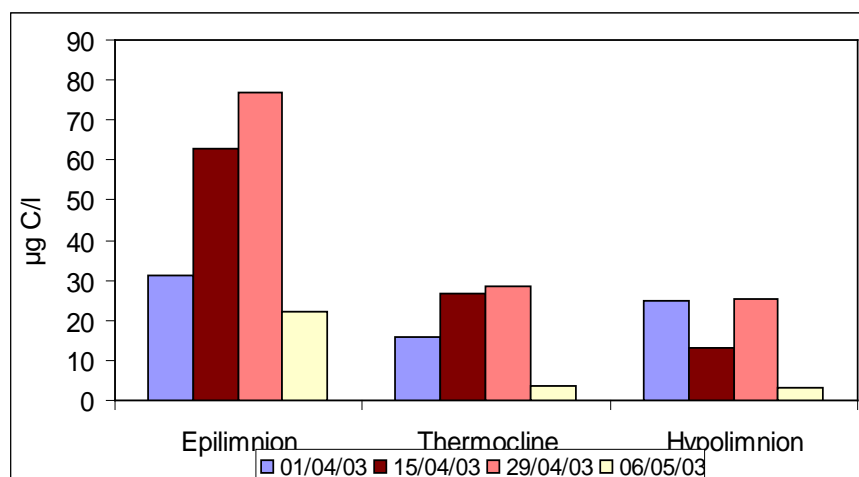


Fig.18 : Evolution des biomasses de flagellés entre le 1 avril et le 6 mai 2003 à Mpulungu.

On constate que d'une manière générale les biomasses des flagellés ($27,98 \mu\text{g C.l}^{-1}$ en moyenne) vont de pair avec leurs abondances (1070 flagellés par millilitre en moyenne).

2.3.2. Abondance et biomasse des ciliés

Des comptages de ciliés ont été effectués au microscope à épifluorescence toute les 2 semaines entre le 1 avril et le 6 mai 2003.

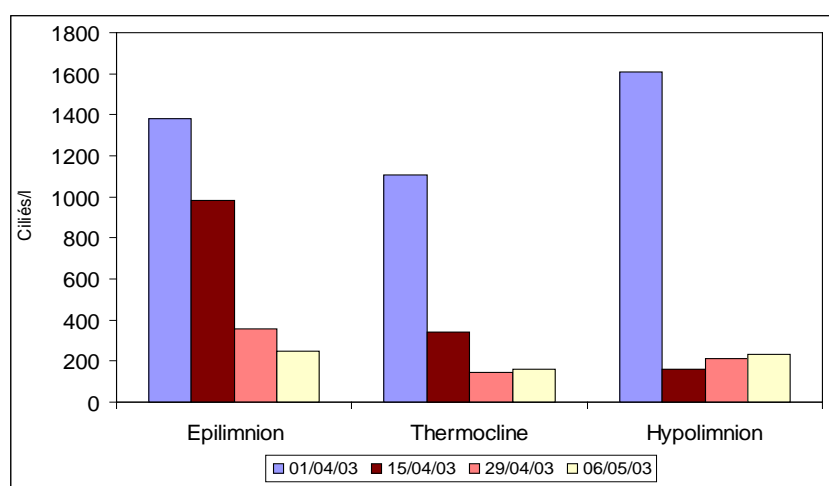


Fig.19 : Evolution des abondances de ciliés dans trois zones de colonne d'eau entre le 1 avril et le 6 mai 2003 à Mpulungu.

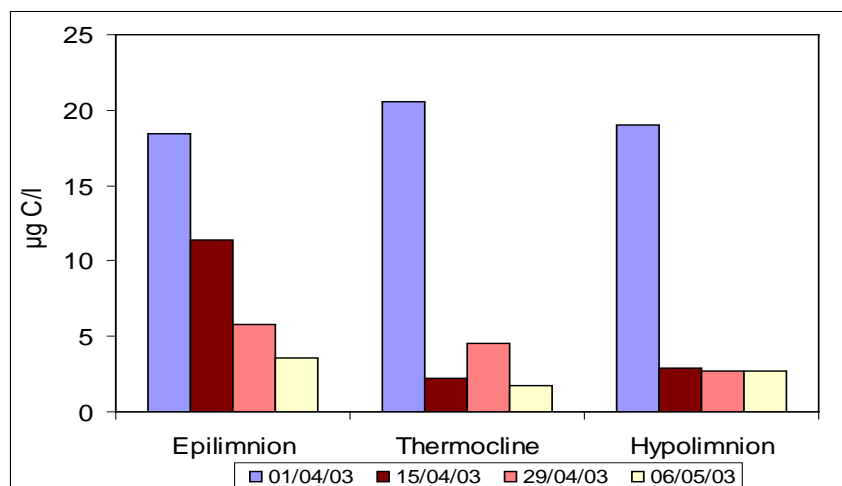


Fig.20 : Evolution des biomasses de ciliés dans trois zones de colonne d'eau entre le 1 avril et le 6 mai 2003 à Mpulungu.

Ces graphiques représentent les abondances et biomasses des ciliés, dénombrés et calculés au microscope à épifluorescence. L'abondance moyenne est de 578 ciliés par litre, la biomasse moyenne est de 7.96 µg C/l.

3. Activité de grazing par le protozooplancton

3.1. Activité de grazing par les flagellés, estimée par la méthode FMP

La méthode d'ingestion de particules fluorescentes (FMP) par les protozoaires nous a permis de calculer des nombres moyens de bactéries ingérées par protozoaire pour chaque campagne entre le 1 avril et le 6 mai 2003.

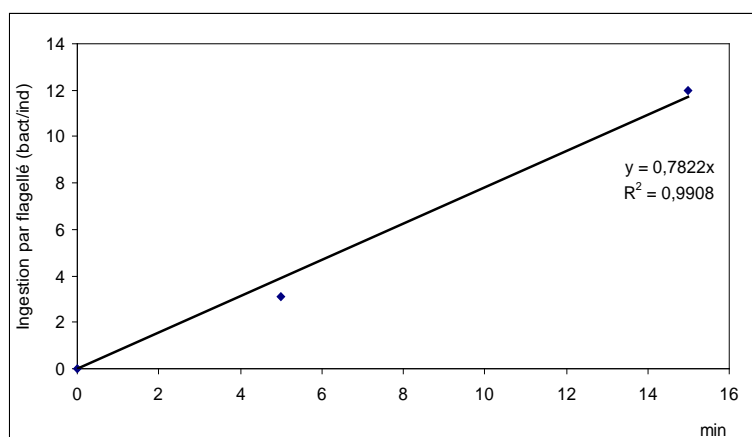


Fig.21 : Exemple d'une cinétique d'ingestion de bactéries par flagellé, réalisée lors de la campagne du 1 avril 2003.

Etant donné qu'on dispose de mesures d'abondance nous renseignant sur le nombre de protozoaires trouvés par litres d'eau dans le Tanganyika, on peut calculer un nombre de bactérie ingérée par protozoaire par heure

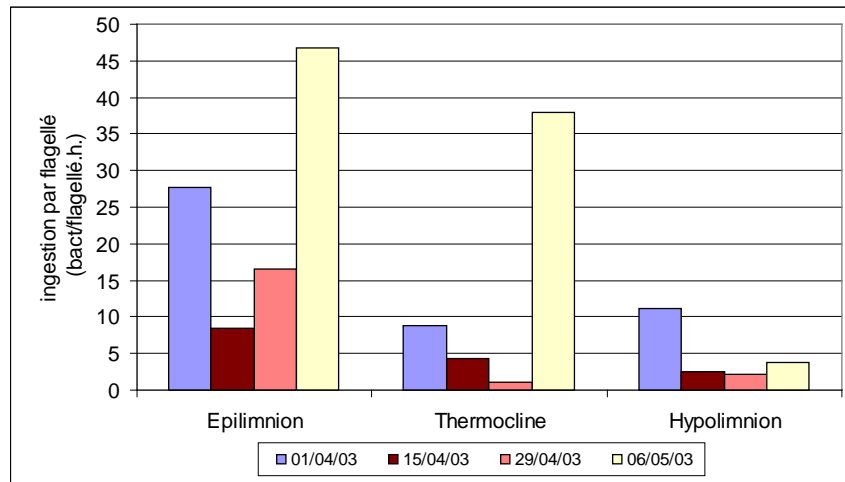


Fig.22 : Activité d'ingestion de bactéries par les flagellés entre le 1 avril et le 6 mai 2003 à Mpulungu.

Ce graphique montre les taux d'ingestion de bactérie par flagellés et par heure. Les taux d'ingestion varient entre 0,816 et 46,8 bactéries consommées par flagellés par heure (moyenne = 11,2).

3.2. Activité de grazing par les ciliés, estimée par la méthode FMP

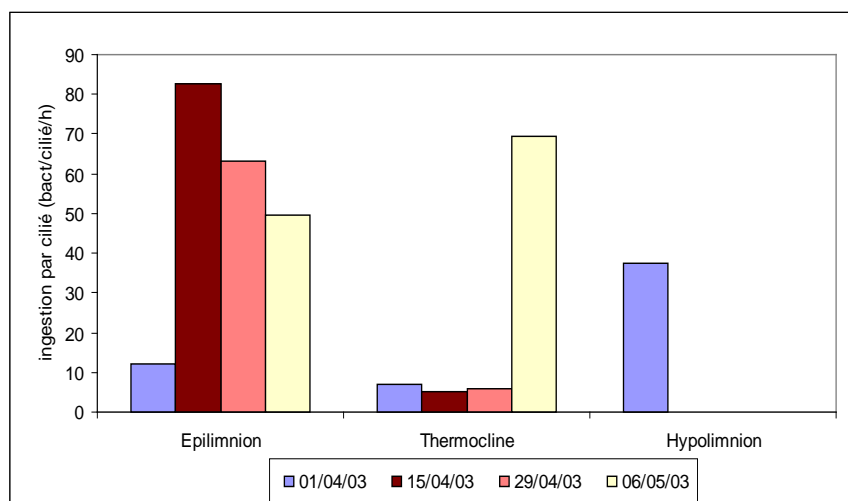


Fig.23 : Activité d'ingestion de bactéries par les ciliés dans trois zones de colonne d'eau entre le 1 avril et le 6 mai 2003 à Mpulungu.

Pour ce qui est des ciliés, on ne disposait pas de suffisamment de données pour déterminer toutes les activités d'ingestion. On a dès lors utilisé les taux moyens d'ingestion des données existantes (0,8276 pour l'épilimnion, 0,0981 pour la thermocline et on ne dispose pas de taux pour l'hypolimnion) et on les a appliquées aux endroits où les données faisaient défaut.

Les taux d'ingestion varient entre 5,3 et 82,8 bactéries ingérées par heure par ciliés.

3.3. Influence du grazing respectif des ciliés et des flagellés sur les bactéries.

Finalement, à partir des taux d'ingestion et des abondances en protozoaires totaux, nous avons estimé la quantité totale de bactéries consommées par les différents protozoaires. Le tableau 1 montre la quantité de bactéries consommées respectivement par les flagellés et les ciliés à Mpulungu par heure dans l'épilimnion, la thermocline et l'hypolimnion du lac Tanganyika.

	01- avr-03		15- avr-03		29- avr-03		06- mai-03	
	Flagellés	ciliés	Flagellés	ciliés	Flagellés	ciliés	Flagellés	ciliés
Epilimnion	19012	17	12191	81	33900	23	97034	12
Thermocline	3504	8	6472	2	968	1	28000	11
Hypolimnion	6543	60	2545	0	1800	0	2780	0

Tableau 1 :Activité d'ingestion de bactéries par ml et par heure par les protozoaires dans trois zones de colonne d'eau entre le 1 avril et le 6 mai 2003.

L'ingestion de bactéries par les protozoaires varie entre 1 et 97034 bactéries par millilitres et par heure.

4. Discussion et conclusion générale

4.1. Le phytoplancton

En comparant les biomasses phytoplanctoniques présentées à la figure 12 aux valeurs obtenues en 2002 par les chercheurs CLIMLAKE (projet axé sur les changements climatiques et leurs effets sur l'écologie et la pêche du lac Tanganyika), on voit que les biomasses phytoplanctoniques obtenues cette année correspondent avec celles de 2002, même si elles sont en moyenne plus élevées ($153,6 \mu\text{g C.l}^{-1}$ en moyenne, et $71,8 \mu\text{g C.l}^{-1}$ cette année). Un pic d'abondance est observé le 15 avril, ce qui était également observé en 2002 au même moment.

La figure 13 présente le fractionnement de la biomasse algale entre le 25 février et le 29 avril 2003. Les algues les plus abondantes sont celles ayant une taille inférieure à $2 \mu\text{m}$. Comme la plupart des organismes microzooplanctoniques, et par exemple les copépodes, ne peuvent ingérer efficacement les cellules de taille $< 3\text{-}5\mu\text{m}$ (Bartam 1980, Sherr *et al.* 1986), c'est principalement les protozoaires phagotrophes qui se nourrissent d'algues de cette taille.

4.2. Le bactérioplancton

Si on compare les abondances bactériennes (fig.15) avec celles obtenues en 2002 (Pirlot, comm. pers.), on peut voir qu'elles sont globalement identiques d'une année à l'autre ($1,55.10^6$ cellules. ml^{-1} en moyenne en 2003 contre $2,26.10^6$ en 2002). Par contre, au regard de la quantité de carbone par bactérie (en moyenne $11,37 \text{ fg C/bact.}$ pour 2002 et 9 fg C/bact. pour 2003), on constate que les bactéries étaient plus grosses en 2002 que en 2003. Ceci explique la plus faible biomasse bactérienne trouvée cette année ($14 \mu\text{g C.l}^{-1}$) comparée à celle obtenue l'année précédente ($25,6 \mu\text{g C.l}^{-1}$).

Lors d'une croisière réalisée en 1975 par Hecky et Kling sur le Tanganyika, la densité moyenne en bactéries atteignait $7,6.10^5$ cellules. ml^{-1} (Hecky *et al.*, 1978). Ces densités sont comparables à celles trouvées dans la littérature pour un milieu océanique: Azam *et al.* (1983) renseignent des abondances allant de 5.10^4 à 1.10^6 cellules/ ml^{-1} et Meyer Reil (1982) rapporte des abondances allant de 1.10^5 à 1.10^6 cellules. ml^{-1} , toutes ces densités bactériennes sont obtenues à l'aide d'un microscope à épifluorescence.

Si on regarde la production bactérienne (fig.16), on voit qu'elle varie en relation avec le phytoplancton (fig.12), les pics de production bactérienne correspondant aux pics d'abondance phytoplanctoniques. Sur le graphique, on voit également une étroite relation entre la production primaire et la production bactérienne, avec un décalage d'une semaine entre les deux. Ceci montre bien que les bactéries utilisent le carbone issu du phytoplancton pour synthétiser de la biomasse.

4.3. Le protozooplancton

4.3.1. Abondances et biomasse

4.3.1.1. Les flagellés

En comparant les figures 17 et 18, on se rend compte que les abondances et biomasses des flagellés évoluent de la même manière. Ceci suggère que les communautés de flagellés restent identiques d'une campagne à l'autre, on y retrouve des organismes de même taille et de même biomasse. Ceci diffère le 06 mai où les abondances sont élevées mais les biomasses faibles, la communauté étant dominée par des flagellés de petite taille et donc de faible biomasse.

Certains résultats de l'année précédente nous renseignent des valeurs d'abondance du même ordre de grandeur que cette année (892 flagellés par ml en moyenne pour 2002) et suivant également une distribution décroissante de l'épilimnion vers l'hypolimnion. En effet, c'est dans l'épilimnion que se trouve le phytoplancton capable de réaliser la photosynthèse et on sait d'autre part qu'il existe une relation étroite entre phytoplancton, bactéries et protozoaires (Azam et al. 1983, Sherr et al. 1986).

Les abondances encore élevées au niveau de la thermocline et de l'hypolimnion, s'expliquent probablement par des phénomènes de mélanges et de sédimentation éventuels.

Il serait intéressant de comparer les abondances bactériennes avec celles des flagellés afin de détecter une éventuelle relation proie-prédateur, mais un suivi des populations de flagellés toutes les deux semaines n'est probablement pas assez fréquent que pour apprécier finement les variations dans le temps. On s'attendrait à ce que les biomasses des protozoaires évoluent en parallèle avec les biomasses des bactéries, mais on observe plutôt une relative stabilité des populations bactérienne et une forte variation d'abondance des flagellés.

4.3.1.2. Les ciliés

Si on compare les résultats d'abondance et de biomasse des ciliés (fig. 19 et 20) à ceux de l'année précédente, on se rend compte que les valeurs d'abondance sont très dissemblables. On trouve beaucoup moins de ciliés cette année (On trouvait en effet 1738 ciliés par litre en 2002, contre 578 cette année). De plus, la biomasse des ciliés est plus faible cette année ($33,5 \mu\text{g C/l}$ en 2002 contre $7,96 \mu\text{g C.l}^{-1}$). Cela s'explique d'une part car il y a moins de ciliés cette année et d'autre part on observe une différence dans la composition des communautés ; l'année 2002 était caractérisée par une forte présence d'un gros cilié, *Strombidium* alors que cette année *Strombidium* n'est présent en grande quantité que le 1 avril, et est quasi absent lors des autres campagnes, ce qui explique la plus faible biomasse carbonée.

D'autre part, on ne s'attend pas à trouver un tel pic de ciliés dans l'hypolimnion le 1 avril. Cependant, les échantillonnages n'ayant lieu que toutes les deux semaines, il est normal que les communautés varient fortement d'une fois à l'autre (des résultats d'abondance obtenus par le team CLIMLAKE en 2002 montrent en effet une grande variation de la population). Il est regrettable à cet égard de ne pas disposer d'abondance de ciliés à des dates antérieures qui auraient permis une détection d'un cycle éventuel. On est également certain que cette anomalie n'est pas la cause d'un mauvais comptage car plusieurs lames ont été comptées, livrant des résultats semblables.

On peut également expliquer ce pic d'abondance avec la quantités de bactéries présentent dans le milieu à ce moment là. En effet, les bactéries sont beaucoup plus abondantes le 1 avril dans le thermocline et l'hypolimnion que lors des autres campagnes. Les ciliés semblent êtres abondants lorsque la quantité de bactéries est élevée, tandis que les flagellés sont peu abondants lorsque il y a beaucoup de bactéries.

Lors de ce pic d'abondance, on relève une grande diversité d'organismes ainsi qu'une quantité élevée de *Strombidium* dans l'hypolimnion, deux caractéristiques qu'on ne retrouve pas lors des autres prélèvements et qui pourraient expliquer la plus grande abondance trouvée le 1 avril 2003, vu que *Strombidium* est le plus gros cilié présent dans le lac Tanganyika.

Enfin, en comparant les abondances des flagellés avec celles des ciliés, on s'aperçoit que les ciliés sont abondants lorsque les flagellés sont en faible quantité et vice versa. Soit cela résulte d'une compétition pour une même ressource, soit c'est le résultat d'une prédation par les ciliés sur les flagellés.

4.3.2. Activité de grazing

4.3.2.1. Les flagellés

Des études comparant des ingestions par des protozoaires de particules inertes d'une part et d'organismes proies de tailles similaires d'autre part montrent en général des taux d'ingestion plus faible pour les particules inertes (Stoecker et al. 1986, Sherr et al. 1987, Stoecker 1988). D'autre part, une étude réalisée par Sherr et al. (1987) visant à estimer des taux d'ingestion de bactéries par les protozoaires à l'aide de bactéries marquées par un fluorochrome (FLB) montrent que les ciliés et flagellés ingèrent 4 à 10 fois plus de FLB que de FMP. On s'attend donc à ce que l'utilisation de la méthode FMP mène à une sous-estimation de l'activité de grazing par le protozooplancton. Lors de cette étude, nous avons préféré la méthode FMP car la méthode FLB demande du matériel qui n'était pas disponible à Mpulungu et d'autres part les lames se conservent plus longtemps avec la méthode FMP.

Si on compare les taux d'ingestion de bactéries par flagellé et par heure obtenus avec la méthode FMP (fig.22) avec les valeurs obtenues l'année précédente avec la même technique, on constate un taux d'ingestion moins élevé mais qui reste du même ordre de grandeur (7,39 bact./flag./h. en moyenne). Ces valeurs se trouvent dans la gamme des données trouvées dans la littérature (tableau 2) mais aucune donnée n'est disponible pour le lac Tanganyika.

MILIEU	PROTOZOAIRE	INGESTION (bact/ind/h)	REFERENCES
Rhode River USA	Flagellés	5,3 à 7,3	Kuuppo Leinikki <i>et al.</i> , 1990
Lac Vechten (Pays Bas)	Flagellés	2,65 à 8,04	Bloem <i>et al.</i> , 1989
Lac	Flagellés	1,8 à 43,8	Chrzanowski <i>et al.</i> , 1990
Lac	Flagellés	40	Salonen et Jokinen, 1988
Lac	Flagellés	2 à 53	Sanders <i>et al.</i> , 1989
Lac	Ciliés	34 à 1276	Sanders <i>et al.</i> , 1989
Lac Vechten	Ciliés	4,6 à 30,6	Bloem <i>et al.</i> , 1989
Estuaire USA	Protozoaire totaux	19,2	Sherr <i>et al.</i> , 1989
Georgia coast	Protozoaire totaux	20 à 80	Sherr <i>et al.</i> , 1986
Hawaiian coast	Protozoaire totaux	17 à 38	Landry <i>et al.</i> , 1984
Mer Baltique	Flagellés	5,8 à 27,6	Kuuppo Leinikki, 1990
Estuaire USA	Flagellés	0,1	Sherr <i>et al.</i> , 1987
Sargasso Sea	Flagellés	0 à 300	Davis et Sieburth, 1984
Kanohe bay	Flagellés	0,02 à 0,04	Pace, 1987
Chesapeake bay	Flagellés	1,8 à 25	Mc Manus et Fuhrman, 1988
Estuaire USA	Ciliés	2,7	Sherr <i>et al.</i> , 1987

Tableau 2 : Données de la littérature concernant le nombre de bactéries ingérées par protozoaire pour différents milieux.

On s'aperçoit que le nombre de bactéries ingérées par protozoaire varie beaucoup d'un milieu à l'autre et également d'un auteur à l'autre, ceci à cause du fait que plusieurs techniques différentes sont utilisées pour déterminer ces valeurs.

4.3.2.2. Les ciliés

On constate en comparant les figures 22 et 23 que les ciliés ont un taux d'ingestion plus élevé que celui des flagellés (11,2 bact./flag./heure en moyenne et 37 bact./ciliés/heure en moyenne). Cependant, au sein d'un même groupe d'organismes, les variations entre les taux d'ingestion minimal mesuré et ceux maximal sont très importants. D'autre part, en regard des valeurs indiquées dans la littérature, les taux d'ingestion obtenus sont faibles, alors qu'on s'attend à des taux d'environ 200 bactéries ingérées par ciliés et par heure (206 bact./ciliés/heure en 2002, Pirlot. comm. pers.).

On voit que les ciliés, pourtant abondants, ingèrent très peu de bactéries le 1 avril. Il est possible que comme il y a plus de ciliés, la pression de prédation exercée sur les bactéries est plus forte et la quantité de bactéries disponibles par ciliés diminue. Les ciliés brouteraient alors des flagellés ou des algues. En effet, Sherr *et al.* (1991) montrent que les ciliés (ainsi que les flagellés) phagotrophes peuvent avoir un impact significatif sur le phytoplancton, et plus particulièrement sur les cellules algales ultraplantoniques (< 5 µm), responsables en grande partie de la production primaire dans beaucoup de systèmes pélagiques

4.3.3. Influence du grazing respectif des ciliés et flagellés sur les bactéries

La quantité de bactéries ingérées par les protozoaires par ml (tab.1) est considérable et on sait par ailleurs que le broutage des bactéries par les protozoaires est la principale cause de mortalité bactérienne dans le Tanganyika. Pirlot (comm. pers.) relève en 2002 que les protozoaires sont responsables de 79 à 86 % de la mortalité bactérienne sur une journée. Les protozoaires jouent donc un rôle important dans le contrôle de la biomasse bactérienne.

Nous avons également cherché à déterminer quelle est la part jouée respectivement par les flagellés et les ciliés dans la mortalité bactérienne. On a donc comparé le pourcentage de bactéries ingérées par litre et par heure pour les flagellés et les ciliés.

	01- avr-03		15- avr-03		29- avr-03		06- mai-03	
	Flagellés	ciliés	Flagellés	ciliés	Flagellés	ciliés	Flagellés	ciliés
Epilimnion	99,91	0,09	99,91	0,09	99,91	0,09	99,91	0,09
Thermocline	99,77	0,23	99,77	0,23	99,77	0,23	99,77	0,23
Hypolimnion	99,09	0,91	99,09	0,91	99,09	0,91	99,09	0,91

Tableau 3 : Pourcentage d'ingestion de bactéries.l⁻¹.h⁻¹ pour les flagellés et les ciliés par rapport à l'ensemble du protozooplancton.

Cette figure montre clairement que ce sont les flagellés qui exercent la plus forte pression de prédation et que l'importance de cette prédation ne varie pas au cours du temps. Le taux d'ingestion de bactéries par les flagellés par heure est plus faible que celui des ciliés mais leur nombre est beaucoup plus important. La contribution des ciliés est insignifiante (maximum 1 %) mais il est possible que cette contribution ait été sous-estimée.

4.4. Flux de carbone

En ce qui concerne les apports de carbone au compartiment bactérien, la principale source pour les bactéries est le carbone provenant du phytoplancton (par lyse, excrétion et largage de matières organiques lors de l'ingestion de phytoplancton par le zooplancton). Ces données peuvent être comparées à la demande bactérienne en carbone (DBC). La DBC correspond en fait à la fraction de carbone qui est utilisé pour faire de la biomasse. Pour 1 g de carbone assimilé par les bactéries, 0,3 g vont se retrouver sous forme de biomasse bactérienne et 0,7 g seront relargués sous forme de CO₂ par respiration.

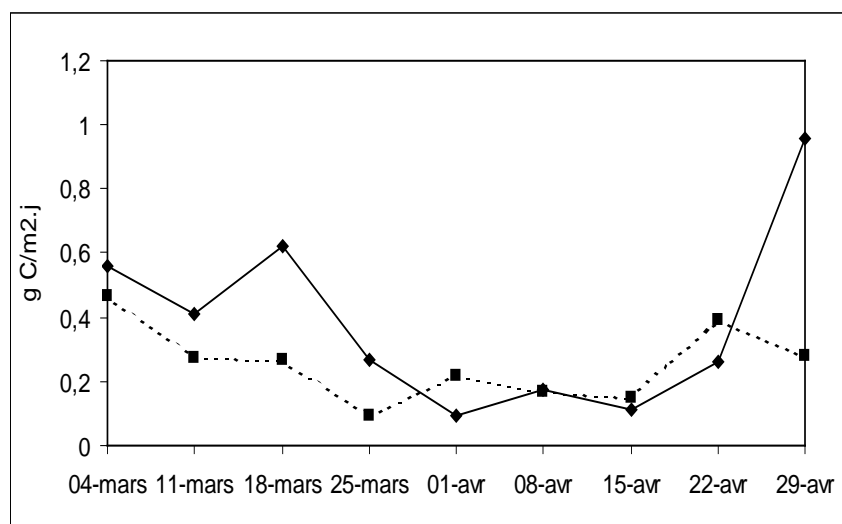


Fig. 24 : Comparaison entre la production primaire nette et la demande bactérienne en carbone entre le 4 mars et le 29 avril à Mpulungu. (La demande bactérienne en carbone est en traits pleins et la production primaire est en pointillé).

Habituellement, la DBC représente en moyenne 50% de la production primaire nette. Sur la figure 24, on peut voir que ce n'est pas le cas, la DBC dépasse généralement cette production primaire. Il y a eu soit une sous-estimation de la production primaire, soit une surestimation de la DBC, ce qui paraît le plus probable. En effet, on n'est pas certain que les bactéries utilisent effectivement 0,3 g de carbone sur 1 g assimilé pour leur croissance. Cette valeur correspond à une moyenne couramment acceptée dans la littérature, mais il est fort probable que le taux de croissance des bactéries du Tanganyika soit plus élevé que cela.

En ce qui concerne les flux de carbone provenant du compartiment bactérien, on ne dispose pas de mesures de mortalité bactérienne et on ne peut donc pas évaluer l'importance des processus impliqués en termes de flux de carbone. On peut par contre avancer, grâce à des résultats obtenus en 2002 par Pirlot (comm. pers.) que les protozoaires sont responsables de 79 à 86 % de la mortalité bactérienne sur une journée.

Au cours de ce travail, et pour la première fois dans le lac Tanganyika, nous avons effectué un suivi pendant deux mois du broutage par les flagellés et les ciliés sur la communauté bactérienne du Tanganyika. En parallèle, nous avons analysé les différents composants de la boucle microbienne.

Grâce à l'utilisation de méthodes telles que la microscopie à épifluorescence, l'utilisation de particules fluorescentes ou encore l'incorporation de thymidine tritiée, nous avons pu estimer les différents flux de matière organique transitant entre les divers microorganismes planctoniques (phytoplancton, bactéries et protozoaires) présents dans le lac Tanganyika.

Des mesures d'abondances et de biomasse bactériennes ont été réalisées au microscope à épifluorescence. La biomasse bactérienne moyenne rencontrée pendant la période de l'étude était de $14 \mu\text{g C.l}^{-1}$.

Nous avons analysé les résultats de production primaire phytoplanctonique obtenus par Stéphane Stenuite pendant la même période d'étude et on a mis en relation cette production primaire avec la production bactérienne.

Cette production bactérienne a été mesurée par une méthode se basant sur un suivi de la décroissance de marquage du matériel génétique bactérien préalablement marqué par de la thymidine tritiée. Pour la période du 1 avril au 6 mai 2003, nous avons mesuré une production bactérienne moyenne de $115,3 \text{ mg C.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$.

On a ainsi pu constater qu'il y avait une relation étroite entre production primaire et production bactérienne, le carbone utilisé par les bactéries pour leur croissance provenant majoritairement du phytoplancton.

Nous avons ensuite porté notre attention sur le grazing par les protozoaires sur les bactéries du lac Tanganyika.

Des mesures d'abondances et de biomasse des différents protozoaires (flagellés et ciliés) ont été réalisées au microscope à épifluorescence. La biomasse atteinte par les flagellés était de $27,98 \mu\text{g C.l}^{-1}$ et celle atteinte par les ciliés était de $7,96 \mu\text{g C.l}^{-1}$.

Ensuite, des mesures d'ingestion de bactéries par les protozoaires ont été réalisées par la méthode d'ingestion de particules fluorescentes (FMP). La comparaison du grazing par les protozoaires sur les bactéries avec les comptages de protozoaires a permis de calculer un taux de grazing moyen par protozoaire qui se trouve entre 1 et 47 bactéries consommées par flagellés par heure et entre 5 et 83 bactéries consommées par cilié par heure.

A partir de ces taux d'ingestion et des abondances de protozoaires, nous avons estimé la quantité totale de bactéries consommées par les protozoaires. Cette ingestion varie entre 968 et 97000 bactéries par millilitres et par heure.

Le grazing des bactéries par les protozoaires apparaît comme le processus dominant dans les causes de mortalité des bactéries, les protozoaires étant responsables de 79 à 86 % de la mortalité bactérienne sur une journée dans le Tanganyika. C'est à travers ce flux qu'une partie du carbone organique dissous, provenant de la production primaire et consommé par les bactéries, peut alimenter les niveaux trophiques supérieurs. Nous avons déterminé la part joué

respectivement par les flagellés et les ciliés dans cette mortalité. La pression de prédation est essentiellement soutenue par les flagellés (99 % de la mortalité bactérienne leur est due). La part jouée par les ciliés étant beaucoup plus faible.

Nous avons pour finir évalué la quantité de carbone transférée entre les compartiment phytoplanctoniques et bactériens via la demande bactérienne en carbone (DBC), mais cette dernière donnée semble irréaliste car lorsque on la compare avec la production primaire nette, la DBC se trouve être plus élevée alors qu'on s'attend à ce qu'elle représente environ 50 % de la production primaire nette.

Il nous manque des données de mortalité bactérienne qui nous auraient permis d'évaluer la quantité de carbone transitant entre les bactéries et les flagellés et d'obtenir ainsi une vision de la boucle microbienne du Tanganyika dans son ensemble

Il aurait été intéressant de pouvoir comparer l'importance des différents flagellés et ciliés responsables de la prédation sur les bactéries. De même, il serait intéressant d'identifier le type de bactéries broutées.

Agusti, S., Satta, M.P., Mura, M.P., Benavent, E. Dissolved esterase activity as a tracer of phytoplankton lysis rates in the northwestern Mediterranean. *Limnol. Oceanogr.* **43**, 1836-1849 (1998).

Agusti, S., Duarte, C. Strong seasonality in phytoplankton cell lysis in the NW Mediterranean littoral. *Limnol. Oceanogr.* **45**, 940-947 (2000).

Azam, F., Fenchel, T., Field, J.G., Gray, J.S., Meyer Reil, L.A., Thingstad, F. The ecological role of water column microbes in the sea. *Mar. Ecol. prog. Ser.* **10**, 257-263 (1983).

Banase, K. Cell Volumes, maximal growth rate of unicellular algae and ciliates, and the role of ciliates in the marine pelagial. *Limnol. Oceanogr.* **27**, 1059-1071 (1982).

Bartam, W.C. Experimental development of a model for the feeding of neritic copepods on phytoplankton. *J. Plankton Res.* **3**, 25-51 (1980).

Beadle, L.C. The inland waters of tropical Africa. *Longman London* **2nd ed.**, 475 pp (1981).

Beauchamp, R.S.A. Hydrology of Lake Tanganyika. *Internationale Revue der Gesamten Hydrologie und Hydrographie* **39**, 316-353 (1939).

Boucher, D.H., James, S., Keeler, K.H. The ecology of mutualism. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **13**, 315-347 (1982).

Bratbak, G., Thingstad, T.F. Phytoplankton bacteria interactions: an apparent paradox? Analysis of a model system with both competition and commensalism. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **25**, 23-30 (1985).

Brock, T. D., Clyne, J. Significance of Algal Excretory Product for Growth of Epilimnetic Bacteria. *Applied and Environmental Microbiology* **47(4)**, 731-734 (1984).

Burney, C.M., Davis, P.G., Johnson, K.M., Sieburth, J.M. Diel relationships of microbial trophic groups and in situ dissolved carbohydrates dynamics in the Caribbean Sea. *Mar. Biol.* **67**, 311-322 (1982).

Chitamwebwa, D.B.R., Mtega, S.L., Kissak, M.B.S. Historical review of water quality studies in the Tanzanian part of Lake Tanganyika in Coenen, E.J. (ed), Historical Data Report on the Fisheries, Fisheries Statistics, Fishing Gears and Water Quality of Lake Tanganyika. FAO/FINNDA Research for the Management of the Fisheries on Lake Tanganyika. *GCP/RAF/271/FIN TD/15*. 134p (1994);

Cho, B.C., Azam, F. Major role of bacteria in biogeochemical fluxes in the ocean's interior. *Nature* **332**, 441-443 (1988).

Coenen, E.J. (Ed) Historical Data Report on the Fisheries Statistics, Limnology, Bromatology, Zooplankton, Fish Biology and Scientific Publications Review of Lake Tanganyika (Zaire) –

FAO/FINNIDA Research for the Management of the Fisheries on the Lake Tanganyika. GCP/RAF/271/FIN-TD/31, 173p (1995).

Cole, J.J., Findlay, S., Pace, M.L. Bacterial production in fresh and salwater ecosystems: a cross system overview. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **43**, 1-10 (1988).

Conover, R.J. Interrelations between microzooplankton and other plankton organisms. *Ann. Inst. Oceanogr.* **58** (suppl.), 31-46 (1982).

Coffin, R.B., Sharp, J.H. Microbial trophodynamics in the Delaware Estuary. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* **41**, 253-266 (1987).

Coulter, G.W. Hydrological processes and primary production in Lake Tanganyika, Proc. 11th Conf. Great Lakes Res., Internat. Assoc of Great Lakes Res. 609-626 (1968).

Coulter, G.W., Spigel, R.H. Hydrodynamics. In Coulter, G.W. Lake Tanganyika and its life *Natural History Museum and Oxford University Press*, London, London and New York. 354p (1991).

Coulter, G.W. Lake Tanganyika and its life. *Natural History Museum and Oxford University press*, London and New-York, 354p. (1991).

Davis, P.G., Sieburth, J.M. Differentiation of the photosynthetic and heterotrophic populations of nanoplankters by epifluorescence microscopy. *Ann. Inst. Oceanogr.* (Paris) **58** (Suppl.), 249-259 (1978).

De Bondt, A.F. La productivité du Lac Tanganyika. *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie, Stuttgart* **18**, 656-660 (1972).

Degens, E.T., Von Herzen, R.P., Wong, H.-K. Lake Tanganyika: water chemistry, sediments, geological structure. *Naturwissenschaften* **58**, 229-241 (1971).

Derenbach, J.B., Williams, P.J.LeB. Autotrophic and bacterial production: fractionation of plankton populations by differential filtration of samples from the English Channel. *Mar. Biol.* **25**, 263-269 (1974).

Descy, J.P., Servais, P., Smits, J.S., Billen, G., Everbecq, E. Phytoplankton biomass and production in the river Meuse (Belgium). *Wat.Res.* **21**, 1557-1566 (1987).

Edmond, J.M. *et al.* Nutrient chemistry of the water column of Lake Tanganyika. *Limnol. Oceanogr.* **38**, 725-738 (1993).

Fenchel, T., Harrison, P. The significance of bacterial grazing and mineral cycling for the decomposition of particulate detritus. In: Anderson, J.M., Macfayden, A. (ed.) The role of terrestrial and aquatic organisms in decomposition processes. *Blackwell*, Oxford, p 285-299 (1976).

Fenchel, T. The significance of bacterivorous protozoa in the microbial community of detrital particles, p. 529-544. In Cairns, Jr. (ed.) *Aquatic microbial communities*. *Garland Publishing*, New York. (1977)

Fenchel, T. Ecology of heterotrophic microflagellates. II. Bioenergetics and growth. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **8**, 225-231 (1982).

Fenchel, T. Ecology of heterotrophic microflagellates. IV. Quantitative occurrence and importance as bacterial consumers. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **9**, 35-42 (1982).

Fuhrman, J.A., Ammerman, J.W., Azam, F. Bacterioplankton in the coastal euphotic zone: distribution, activity and possible relationships with phytoplankton. *Mar. Biol.* **60**, 201-207 (1980).

Fuhrman, J.A., Azam, F. Thymidine incorporation as a measure of heterotrophic bacterioplankton production in marine surface waters: evaluation and field results. *Mar. Biol.* **66**, 109-120 (1982).

Fuhrman, J.A., Sleeter, T.D., Carlson, C.A., Proctor, L.M. Dominance of bacterial biomass in the Sargasso Sea and its ecological implications. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **57**, 207-217 (1989).

Garnier, J., Barilier, A. Synthèse et dégradation de la matière organique dans les écosystèmes aquatiques: Boucle microbienne et statut trophique. *Océanis* **17**, 561-580 (1991).

Habeyran, K.A., Hecky, R.E. The late Pleistocene and Holocene stratigraphy and paleolimnology of Lakes Kivu and Tanganyika. *Paleogeography, paleoclimatology, Paleoecology* **61**, 169-197 (1987).

Harding, J.P. Crustacea: Cladocera. Résultats scientifiques de l'exploration hydrobiologique du Lac Tanganyika (1946-47). Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique **3** (6), 53-89 (1957)

Hecky, R.E., Bootsma, H.A., Mugidde, R.M., Bugenyi, F.W.B. Phosphorus Pumps, Nitrogen Sinks, and Silicon Drains: Plumbing Nutrients in the African Great Lakes. p 205-224 in T.C. Johnson and E.O. Odada (eds.), *The limnology, climatology and paleoclimatology of the East African Lakes*. Gordon and Breach. (1996).

Hecky, R.E., Fee, E.J., Kling, H.J., Rudd, J.W. Studies on the planktonic ecology of Lake Tanganyika. Canadian Department of Fish and Environment. Fisheries and Marine Service Technical Report **816**, 1-51 (1978).

Hecky, R.E., Fee, E.J. Primary production and rates of algal growth in Lake Tanganyika, *Limnology and Oceanography* **26**, 532-547 (1981).

Hecky, R.E., Kling, H.J. The phytoplankton and protozooplankton of the euphotic zone of Lake Tanganyika: Species composition, Biomass, chlorophyll content, and spatio temporal distribution. *Limnology and Oceanography* **26**, 548-564 (1981).

Hecky, R.E., Kling, H.J. Phytoplankton ecology of the great lakes in the rift valleys of Central Africa. *Arch. Hydrobiol. Beih.* **25**,197-228 (1987).

Hecky, R.E., Kilham, P. Nutrient limitation of phytoplankton in freshwaters and marine environments: a review of recent evidence on the effect of enrichment. *Limnol. Oceanogr.* **33**, 796-822 (1988).

Hecky, R.E., Spigel, R.H., Coulter, G.W. The nutrient regime. In Coulter, G.W. Lake Tanganyika and its life *Natural History Museum and Oxford University Press*, London, London and New York, p354 (1991).

Johannes, R.E. Influence of marine protozoa on nutrient regeneration. *Limnol. Oceanogr.* **10**, 434-442 (1965).

Jorgensen, C.B. Biology of suspension feeding. *Pergamon Press*, Oxford (1966).

Jumars, P.A., Penry, D.L., Baross, J.A., Perry, M.J., Frost, B.W. Closing the microbial loop: dissolved carbon pathway to heterotrophic bacteria from incomplete ingestion, digestion, and absorption in animals. *Deep Sea Res.* **36**, 483-495 (1989).

Kilham, P., Hecky, R.E. Fluoride. Geochemical and ecological significance in East African waters and sediments. *Limnology and Oceanography* **18**(6), 932-945 (1973).

Kopylov, A.L., Pasternak, A.F., Moiseyev, Y.V. Consumption of zooflagellates by planktonic organisms. *Oceanology* **21**, 269-271 (1981).

Kufferath, J. Le milieu biochimique. Résultats scientifiques de l'exploration hydrobiologique du Lac Tanganyika (1946-1947). Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique **1**, 31-47 (1952).

Lancelot, C. Gross Excretion Rates of Natural Marine Phytoplankton and Heterotrophic Uptake of Excreted Products in the Southern North Sea, as Determined by Short-Term Kinetics. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **1**,179-186 (1979).

Lancelot, C. factors affecting phytoplankton extracellular release in the Southern Bight of the North Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **12**, 115-121 (1983).

Lancelot, C., Billen, G. Activity of heterotrophic bacteria and its coupling to primary production during the spring bloom in the southern bight of the North Sea. *Limnol. Oceanogr.* **29**, 721-730 (1984).

Larrson, U., Hagström, A. Phytoplankton exudate release as an energy source for the growth of pelagic bacteria. *Mar. Biol.* **52**, 199-206 (1979).

Larrson, U., Hagström, Ä. Fractionated phytoplankton primary production, exudate release, and bacterial production in a Baltic eutrophication gradient. *Mar.Biol.* **67**, 57-70 (1982).

Lowe-McConnell, R.H. Speciation in tropical freshwater fishes. *Biological Journal of the Limnean Society, London*, 51-75 (1969).

Menon, P., Becquevort, S., Billen, G., Servais, P. Kinetics of flagellate grazing in the presence of two types of bacteria prey. *Microb. Ecol.* **31**, 89-101 (1996).

Monfort, P., Ratinaud, M.H., Got, P., Baleux, B. Apports de la cytométrie en flux et en image en écologie bactérienne des milieux aquatiques. *Océanis* **21**, 97-111 (1995).

Pace, M.L. Bacterial mortality and the fate of bacterial production. *Hydrobiologia* **9**, 41-49 (1988).

Paerl, H. Microbial organic carbon recovery in aquatic ecosystems. *Limnol. Oceanogr.* **23**, 927-935 (1978).

Plisnier, P.-D. Limnological Sampling During A Second Annual Cycle (1994-1995) And Some Comparisons With Year One On Lake Tanganyika. *CP/RAF/271/FIN-TD/56 (En)*, 48 p (1996).

Pomeroy, L.R. The ocean's food web: a changing paradigm. *Bioscience* **9**, 499-504 (1974).

Plisnier, P.-D., Naithani, J., Deleersnijder, E. Origin of intraseasonal variability in Lake Tanganyika. *Geo. Res. Lett.* **29**, 2093

Pomeroy, L.R. Significance of microorganisms in carbon and energy flow in aquatic ecosystems, in Klug, N.Y. & Reddy, C.A. cds., current perspectives in microbial ecology. *American Society for Microbiology, Washington D.C.* 405-411 (1984).

Porter, K.G., Pace, M.L., Battey, J.F. Ciliates protozoans as links in freshwater planktonic food chains. *Nature, Lond.* **277**, 563-565 (1979).

Porter, K.G., Feigh, Y.S. Use of DAPI for identifying and counting aquatic microflora. *Limnol. Oceanogr.* **25**, 943-948 (1980).

Porter, K.G., Feigh, Y.S., Vetter, E.F. Morphology, flow regimes, and filtering rates of *Daphnia*, *Ceriodaphnia*, and *Bosmina* fed natural bacteria. *Oecologia* **58**, 156-163 (1983).

Porter, K.G., Paerl, H.W., Hodson, R.E., Pace, M.L., Priscu, J., Riemann, B., Scavia, D., Stockner, J. Microbial interactions in lake food webs. In: Carpenter, S.R. (ed.) *Complex interactions in lake communities. Springer, New York* p. 209-227 (1988).

Reiswig, H.M. Water transport, respiration and energetics of three tropical marine sponges. *J. exp. mar. Biol.* **14**, 231-249 (1974).

Reiswig, H.M. The aquiferous systems of three marine demospongiae. *J. Morphol.* **145**, 493-502 (1975).

Rivier, A., Brownlee, D.C., Sheldon, R.W., Rassoulzadegan, F. Growth of microzooplankton: a comparative study of bacterivorous zooflagellates and ciliates. *Mar. Microb. Food Webs.* **1**, 51-60 (1985).

Sanders, R.W., Porter, K.G., Bennett, S.L., DeBiase, A.E. Seasonal patterns of bacterivory by flagellates, ciliates, rotifers, and cladocerans in a freshwater planktonic community. *Limnol. Oceanogr.* **34**, 673-687 (1989).

Sell, A.F., Overbeck, J. Exudates: phytoplankton-bacterioplankton interactions in Plußsee. *J. Plankton. Res.* **14**, 1199-1215 (1992).

Servais, P. Measurement of the incorporation rates of four amino acids into proteins for estimating bacterial production. *Océanis* **21**, 161-189 (1995).

Sherr, B.F., Sherr, E.B., Berman, T. Decomposition of organic detritus: a selective role for microflagellate protozoa. *Limnol. Oceanogr.* **27**, 765-769 (1982).

Sherr, B.F., Sherr, E.B. Role of heterotrophic protozoa in carbon and energy flow in aquatic ecosystems. In: Klug, M.J., Reddy, C.A. (eds.) Current perspectives in microbial ecology. *American Society for Microbiology*, Washington, DC, p 412-423 (1984).

Sherr, B.F., Sherr, E.B., Andrews, T.L., Fallon, R.D., Newell, S.Y. Trophic interactions between protozoa and bacterioplankton in estuarine water analyzed with selective metabolic inhibitors. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* **22**, 169-179 (1986).

Sherr, B.F., Sherr, E.B., Fallon, R.D. Use of monodispersed, fluorescently labeled bacteria to estimate in situ protozoan bacterivory. *Appl. Environ. Microbiol.* **53**, 958-965 (1987).

Sherr, B.F., Sherr, E.B., Hopkinson, C.S. Trophic interactions within pelagic microbial communities: Indications of feedback regulation of carbon flow. *Hydrobiologia* **159**, 19-26 (1988).

Sherr, B.F., Sherr, E.B., McDaniel, J. Clearance rates of < 6 µm fluorescently labeled algae (FLA) by estuarine protozoa: potential grazing impact of flagellates and ciliates. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* **69**, 81-92 (1991).

Sieburth, J.M., Davis, P.G. The role of heterotrophic nanoplankton in the grazing and nurturing of planktonic bacteria in the Sargasso and Caribbean Sea. *Ann. Inst. Oceanogr. (Paris.)* **58** (Suppl.), 285-295 (1982)

Simon, M., Tilzer, M.M. Bacterial response to seasonal changes in primary production and phytoplankton biomass in Lake Constance. *J. Plankton Res.* **9**, 535-552 (1987).

Spigel, R.H., Coulter, G.W. Comparaison of Hydrology and Physical Limnology of the East African Great Lakes: Tanganyika, Malawi, Victoria,

Kivu and Turkana (with reference to some North American Great Lakes) –In: The Limnology, Climatology and Paleoclimatology of the East African Lakes. Johnson and Odada (Eds). Gordon and Breach (Toronto) 103-138 (1996).

Steele, J.H. The structure of the marine ecosystems. Blackwell Sci.Publ., Oxford 128 pp (1974).

Stone, L. Phytoplankton-bacteria-prtotozoa interactions: a qualitative model portraying indirect effects. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 64, 137-145 (1990).

Stoecker, D.K., Cucci, T.L., Hulburt, E.M., Yentsch, C.M. Selective feeding by *Balanion* sp. (Ciliata: Balanionidae) on phytoplankton that best support its growth. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* **95**, 113-130 (1986).

Stoecker, D.K. Are marine planktonic ciliates suspension-feeders? *J. Protozool.* **35**, 252-255 (1988).

Stuart, V., Field, J.G., Newell, R.C. Evidence for absorption of kelp detritus by the ribbed mussel *Aulacomya ater* using a new ⁵¹Cr labelled microsphere technique. *Mar.Ecol.Prog.Ser.* **9**, 263-271 (1982).

Sundh, I., Bell, R.T. Extracellular dissolved organic carbon released from phytoplankton as a source of carbon for heterotrophic bacteria in lakes of different humic content. *Hydrobiol.* **229**, 93-106 (1992).

Taylor, G.T. The role of pelagic heterotrophic protozoa in nutrient cycling: A review. *Annales Inst. Oceanogr.* (Paris) **58** (Suppl.), 227-241 (1982).

Taylor, G.T., Itturiaga, R., Sullivan, C.W. Interactions of bacterivorous grazers and heterotrophic bacteria with dissolved organic matter. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **23**, 129-141 (1985).

Van Meel, L. Le phytoplankton. Résultats scientifiques de l'exploration hydrobiologique du Lac Tanganyika (1946-1947). Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Texte A and Atlas B, **4**(1)A, 1-681 (1954).

Van Meel, L. Contribution à la Limnologie de Quatre Grands Lacs du Zaïre Oriental: Tanganyika, Kivu, Mobutu Sese Seko (ex Albert), Idi Amin Dada (ex Edouard). Les Paramètres Chimiques, Fascicule A: Le Lac Tanganyika 1 (Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Brussels, Belgium, 1987).

Watson, S.W., Novitsky, T.J. Quinby, H.L., Valois, S.W. Determination of bacterial number and biomass in the marine environment. *Appl.Environ.Microbiol.* **33**, 940-946 (1977).

West, G.S. Report on the freshwater algae, including phytoplankton of the Third Tanganyika Expedition (1904-1905). *Journal of the Limnean Society (Botany)*. **38** (264), 81-197 (1907)

Williams, P.J.LeB. Incorporation of microheterotrophic processes into the classical paradigm of the planktonic food web. *Kieler Meeresforsch.Sonderh.* **5**, 1-28 (1981).

Wright, R.T., Coffin, R.B., Pearson, D. Field and laboratory measurements of bivalve filtration of natural marine bacterioplankton. *Limnol. Oceanogr.* **27**, 91-98 (1982).

Wright, R.T., Coffin, R.B. Factors affecting bacterioplankton density and productivity in salt marsh estuaries. In: Klug, M.J., Reddy, C.A. (eds.) Current perspectives in microbial ecology. *American Society for Microbiology*, Washington, DC, p 485 -494 (1984).

Introduction

Synthèse bibliographique

Matériel et méthodes

Résultats

*Conclusion
et
perspectives*

Bibliographie